ÜBER

KERNTEILUNGEN IN DER WURZELSPITZE VON ALLIUM CEPA

INAUGURAL-DISSERTATION

VERFASST UND EINER

HOHEN MEDIZINISCHEN FAKULTÄT

DER KGL. LUDWIG-MAXIMILIANS-

UNIVERSITÄT ZU MÜNCHEN

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

IN DER GESAMTEN MEDIZIN

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

VORGELEGT

VON

LUBOW VON SCHUSTOW

AUS MAKOW

LEIPZIG UND BERLIN

WILHELM ENGELMANN

1913

(Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«, Bd. XI, Heft 3.)

Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa.

Von

L. von Schustow.

(Aus dem Anatomischen Institut in München, Vorstand Prof. Dr. J. Rückert.)

Mit Tafel XIV—XVI.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Besprechung der Befunde und Theorien von Bonnevie 341
a) Chromosomengenese nach Bonnevie 342
b) Bonnevies Befunde über die Längsspaltung der Chromosomen . . . 344
c) Die Chromosomenachse und ihre Bedeutung 345
d) Bonnevies Befunde an generativen Zellen 346
e) Die heterotypischen Merkmale nach Bonnevie 347
f) Zusammenfassung der Befunde und Anschauungen Bonnevies . . . 348
II. Eigne Untersuchungen 350
a) Technisches 350
b) Befunde 351
1. Metaphase 351
2. Diskussion über die Metaphasenstrukturen 352
3. Anaphase 353
4. Diskussion über die Anaphasenstrukturen 354
5. Telophase 356
6. Diskussion über die Telophasenstrukturen 357
7. Intermediär- und Ruhekerne 361
8. Diskussion über die Ruhestruktur 362
9. Prophase 365
10. Diskussion über die Prophasenstrukturen 367
c) Die Zahl der Chromosomen bei *Allium cepa* 371
d) Der »Chromatinknoten« Bonnevies 372
e) Zusammenfassung der Befunde 375
III. Stellungnahme zu Bonnevies Angaben in bezug auf somatische Zellen . 376
IV. Die telophasischen und prophasischen Doppelstrukturen und ihre Bedeutung 378
V. Stellungnahme zu den heterotypischen Merkmalen Bonnevies 381
VI. Stellungnahme zu den theoretischen Anschauungen Lundegardhs 383

I. Besprechung der Befunde und Theorien von Bonnevie.

Die Cytologie hat sich lange Zeit hindurch vorzugsweise mit dem Studium der generativen Zellen, insbesondere mit den Reifungsteilungen und den dieselben vorbereitenden Vorgängen beschäftigt. Die weittragenden vererbungstheoretischen Erwägungen, die sich an die hiebei gewonnenen Untersuchungsresultate knüpfen ließen, machen diese Bevorzugung sehr wohl verständlich.

Das Studium der Kernteilung in den Somazellen trat dem gegenüber in den Hintergrund. Man war wohl der Anschauung, daß die karyokinetischen Vorgänge in ihren wesentlichen Zügen durch das klassische Schema, welches von Flemming und seinen Zeitgenossen hiefür in den 80er Jahren aufgestellt worden ist, hinreichend erklärt seien.

Als man aber vor etwa 10 Jahren mit einer beim Studium der generativen Zellen verfeinerten Technik anfing, erneute Untersuchungen über den Ablauf der somatischen Teilungen anzustellen, da ergaben sich wichtige Resultate insbesondere nach zwei Richtungen hin.

Erstens zeigte es sich, daß die somatischen Mitosen in ihren Einzelheiten sehr viel komplizierter sind, als man es vorher angenommen hatte, und daß sich bei der Erforschung der mitotischen Einzelvorgänge eine Reihe von Fragen ergeben, die zum Teil von großer prinzipieller Bedeutung sind. Von diesen Fragen stehen manche und gerade besonders wichtige wie z. B. die über die Chromosomengenese und über die Art der Chromosomenteilung heute noch zur Diskussion.

Zweitens aber bekam man durch die genaue Kenntnis der somatischen Mitose neue Grundlagen für die richtige Einschätzung der morphologischen Erscheinungen, die man im Ablauf der generativen Mitosen kennen gelernt hatte; jetzt erst war ein Vergleich zwischen generativen und somatischen Mitosen möglich und damit auch erst ein Urteil darüber, ob und durch welche Besonderheiten sich die Geschlechtszellen von den somatischen in ihrem morphologischen Verhalten prinzipiell unterscheiden. Die in dieser Richtung unternommenen Untersuchungen von Grégoire und seinen Schülern, von Häcker, von Christine Bonnevie u. a. haben bewirkt, daß die sogenannten heterotypischen Charaktere, welche früher bei dem vorwiegend auf die Generationszellen gerichteten Interesse in großer Anzahl angenommen worden waren, nunmehr eine bedeutsame Einschränkung erfuhren. Manche morphologische Erscheinung, die man vordem nur in den Generationszellen gekannt und daher als diesen eigentümlich erklärt hatte, fand sich in der Regel oder nur gelegentlich auch im Verlauf somatischer Mitosen.

Eine der letzten gründlichen Untersuchungen, die sich mit all den einschlägigen Fragen befaßt und auch den Vergleich zwischen den somatischen und generativen Mitosen am selben Objekt konsequent durchführt, ist die von Christine Bonnevie. Diese Arbeit besteht aus zwei Teilen. Der erste ist im Archiv für Zellforschung im Jahre 1908 erschienen. Er befaßt sich ausschließlich mit den somatischen Teilungen und zwar auf Grund der Untersuchungen an *Ascaris megalocephala*, *Allium cepa* und *Amphiuma*. Der zweite ist ebenfalls im Archiv für Zellforschung im Jahre 1911 erschienen. Er enthält die Beschreibung der Mitosen in den Pollensäcken von *Allium cepa* und auch den Vergleich mit den somatischen Mitosen derselben Pflanze.

Zum Studium der somatischen Teilungen haben der Verfasserin die Wurzelspitzen van *Allium*, die Furchungskerne von *Ascaris* und gewisse Chromatinstrukturen der Gonocytenkerne von *Amphiuma* gedient. Ich möchte hier besonders ihre Beschreibung der Teilungsvorgänge bei *Allium cepa* berücksichtigen, da sie an diesem Objekt auch die Reifungsmitosen studiert hat. Dies scheint mir umsomehr zulässig, als die Verfasserin ausdrücklich betont, daß die von ihr bei *Allium* vorgefundenen Verhältnisse auch bei den andern von ihr untersuchten Objekten mit im einzelnen geringen Abweichungen, aber mit absoluter Übereinstimmung in allen prinzipiell wichtigen Punkten bestehen.

Ohne im einzelnen ihre Beschreibung der Teilungsstadien wiederzugeben, werde ich nur eine Zusammenfassung der prinzipiell wichtigen und neuen Ergebnisse ihrer Untersuchung hier bringen, von den Befunden selbst nur diejenigen, die für die von ihr aufgestellten Anschauungen von Bedeutung sind. Das Material, das Bonnevie (1) zu ihren Untersuchungen benutzte, war den Wurzelspitzen von *Allium cepa* entnommen. Vorzugsweise hat sie die im Flemmingschen Gemisch fixierten und mit Saffranin oder Eisenhämatoxylin gefärbten Wurzelspitzen untersucht. Die Schnittdicke ihrer Serien war 1—5 μ.

a) Chromosomengenese nach Bonnevie.

Die ersten Umwandlungen der Chromosomen, wie sie Bonnevie (1) beobachtet hat, sollen in der frühen Telophase im Stadium des »Tassement polaire« beginnen. Hier soll jedes Chromosom eine Drehung im Sinne einer Spiralenbewegung in seiner ganzen Länge erfahren, wobei die Längsachse der Spirale mit der Längsachse des Chromosoms zusammenfällt. Diese Drehung hat sie sowohl in der Profilansicht der Chromosomen feststellen können (Bonnevie, [1] Fig. 40) wie auch an optischen Querschnitten, wo sie in einer Umwandlung des zirkulären Metaphasen-Quer-

schnittes in einen polygonalen ihren Ausdruck findet (Bonnevie [1], Fig. 75). In diesem Stadium bleibt die chromatische Substanz immer noch gleichmäßig an der Oberfläche des Chromosoms verteilt in der Weise, daß sie auf dem optischen Querschnitt als dunkle, gefärbte Schichte eine helle Innenzone umgibt, in den Metaphasenchromosomen in Ringform, in den Telophasenchromosomen als eine dem jeweiligen polygonalen Querschnitt entsprechend geformte Außenzone. Im weiteren Verlauf der Telophase, während die Chromosomen des Tochterkerns sich von einander entfernen, sieht Bonnevie (1) die vorher gleichmäßig auf die ganze Oberfläche des Chromosoms verteilte Substanz, sich auf »eine erhabene Spiralleiste zusammenziehen, die von einem Ende des Chromosoms zum andern kontinuierlich zu verlaufen scheint.« Inzwischen soll die Substanz der Innenzone ihre Färbbarkeit verlieren, so daß die Chromatinspiralen anscheinend ganz frei im Kern liegen (Bonnevie [1] Fig. 59). Im weiteren Verlauf »treten zwischen den einzelnen Chromosomen Anastomosen zutage und zwar vornehmlich zwischen den Windungen der Chromatinspiralen«. Die Anastomosen sind zuerst sehr zart und daher von dem Stamme des ursprünglichen Chromatinfadens leicht unterscheidbar (Bonnevie [1], Fig. 45, 59, 60). »Bald werden aber die Anastomosen auf Kosten der Chromatinfäden chromatinreicher, bis zuletzt jeder Unterschied zwischen Fädchen und Anastomosen verschwunden ist. Das Chromatin scheint jetzt auf ein im ganzen Kern gleichmäßig entwickeltes Kernnetz verteilt zu sein« (Bonnevie [1], Fig. 46, 61, 62).

Die achromatische Substanz soll sich in Saffraninpräparaten bis in das Stadium der feinsten Verteilung des Chromatins in hellroter Färbung nachweisen lassen, sodaß man an ihr den Umriß des alten Chromosoms noch erkennt (Bonnevie [1], Fig. 46). Schließlich löst sie sich im Kernsaft vollständig auf.

In der Prophase soll die Wiederbildung der Chromosomen in der Weise eingeleitet werden, daß die Anastomosen verschwinden, indem ihre chromatische Substanz in die Spiralfäden zurückgezogen wird (Bonnevie [1], Fig. 63). Auf diese Weise erscheinen wieder Chromatinspiralen, welche denen der vorausgegangenen Telophase genau entsprechen. Eine durch ihre Umbiegungspunkte gezogene Linie würde noch annähernd den Umfang und den Verlauf des alten Chromosoms beschreiben. Im weiteren Verlauf der Prophase nimmt jedes ursprünglich dünne Chromatinfädchen an Dicke zu, nach Bonnevies Auffassung durch Imbibition mit Kernsaft. Als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht soll die Tatsache dienen, daß in dem Maße, als die Dickenzunahme des Chromosoms erfolgt, gleichzeitig eine Aufrollung der anfangs engen Spiralwindungen zu mehr

offenen Spiralen stattfindet, bis schließlich die alte spiralige Drehung nur noch stellenweise zu erkennen ist. Diese spiraligen Fädchen, die in der oberflächlichen Schichte des Chromosoms entstanden waren (Bonnevie nennt sie »endogen« entstanden), die sich von der Telophase durch das Ruhestadium bis in die Prophase verfolgen ließen, sollen also die definitiven Chromosomen der nächsten Zellgeneration repräsentieren. Diese Art der Chromosomengenese ist der erste wichtig Punkt, den Bonnevie (1) auf Grund ihrer Untersuchungen der somatischen Teilungen glaubte feststellen zu können.

b) Bonnevies Befunde über die Längsspaltung der Chromosomen.

Nun komme ich zur Besprechung eines weiteren Vorganges, den Bonnevie im Ablauf der Mitosen beobachtet hat, ohne ihn allerdings erklären zu können. Sie hat nämlich in der frühen Prophase (Bonnevie [1], Fig. 67, 68) eine konstant auftretende vergängliche Längsspalte in den spiraligen Chromatinfädchen beobachten können. Diese Spalte soll nach ihr im weiteren Verlauf der Prophase zunächst eine Zeitlang deutlicher werden, indem die beiden Hälften sich von einander entfernen. Später aber verschwindet sie durch völlige Verschmelzung der beiden Längshälften, »sodaß die Chromosomen zur Zeit der Auflösung der Kernmembran als völlig einheitliche Gebilde erscheinen« (Bonnevie [1], Fig. 52). Den Beweis für diese Annahme findet Bonnevie in dem Aussehen der Querschnittsbilder. Das Querschnittsbild der späteren Prophase ist nach ihr eben nicht doppelt, sondern einheitlich, meist oval, oft aber zirkulär. Die frühere Längsspaltung der Chromosomen soll nicht mehr nachweisbar sein. Auf dieses Stadium der Verschmelzung, welches Bonnevie mit den Fig. 69 und 70 illustriert, folgt dann die definitive Teilung des Chromosoms. Nun besteht die Schwierigkeit, auf die auch Bonnevie hindeutet, in der Frage, ob eine Beziehung dieser Längsspalte der frühen Prophase zu der definitiven Spaltung der Chromosomen vorhanden ist. Ebenso fraglich ist die Beziehung der frühen prophasischen Spalte zu jener Spalte, deren Auftreten Bonnevie »ausnahmsweise« in der Anaphase (Bonnevie [1], Fig. 79) beobachtet hat und zu gewissen Bildern der Telophasenkerne, von denen Bonnevie sagt, daß sie sich nur dadurch erklären lassen, daß in einem Chromosom anstatt einer chromatischen Spirale, deren zwei gebildet worden sind (Fig. 42 links). Bonnevie begnügt sich damit, diese Fälle des Auftretens einer Längsspalte zusammenzustellen, ohne über ihren ursächlichen Zusammenhang ein Urteil abzugeben. Dieser Zusammenhang scheint ja auch tatsächlich sehr verwischt zu sein durch die zwischen die doppelfädigen Stadien, nach Bonnevies

Auffassung, eingeschobenen andern, in denen die chromatischen Strukturen, seien es chromatische Fädchen, seien es Chromosomen völlig einheitlich erscheinen. So besteht zwischen dem nach Bonnevie zuweilen vorkommenden doppelfädigen Stadium der Telophase und einem ebensolchen der früheren Prophase das Ruhestadium mit einfachen spiraligen Fäden und zwischen das doppelfädige Stadium der früheren Prophase und die Doppelchromosomen der Metaphase ist das Stadium der späteren Prophase eingeschaltet, welches absolut einheitliche Chromosomen haben soll. Auf die Besprechung dieser Schwierigkeiten werde ich beim Vergleich meiner Befunde mit denen Bonnevies nochmals zurückkommen.

c) Die Chromosomenachse und ihre Bedeutung.

Jetzt möchte ich noch etwas näher auf den definitiven Teilungsprozeß der Chromosomen, wie ihn Bonnevie beschreibt, eingehen. Bonnevie (1) konnte auf dem Querschnitt der Chromosomen in den Stadien vor der Metaphase (also in der spätesten Prophase) folgende Gebilde unterscheiden. Eine dunkle Oberflächenschichte, eine helle Innenzone und in deren Mitte einen dunklen Punkt (Bonnevie [1], Fig. 71, 72). Dieser dunkle Punkt, den sie in jedem Chromosomenquerschnitt sehen konnte, soll nach Bonnevies Auffassung den Querschnitt einer im Innern des Chromosoms gelegenen Achse repräsentieren. In der Metaphase soll nun eine Zerlegung der Chromosomenachse in zwei Tochterachsen erfolgen. Zu gleicher Zeit schnürt sich der ovale Chromosomenquerschnitt biskuitförmig ein (Bonnevie [1], Fig. 73a), sodaß jede Tochterachse in ein Tochterchromosom zu liegen kommt. Auf diese Weise wird die innere Struktur des Mutterchromosoms unmittelbar auf die Tochterchromosomen übertragen.

Im Anschluß an diese Beobachtungen bringt Bonnevie Hypothesen über die Bedeutung der Chromosomenachse. Sie betrachtet dieselbe nicht als einen dauernden Bestandteil des Chromosoms, sondern glaubt, daß sie kurz vor der Teilung desselben entstehe und analog dem Centriol des Centrosoms ein Teilungsorgan des Chromosoms vorstelle. Auf diese Deutung der Bonnevieschen Befunde, sowie die Befunde selbst werde ich bei der Besprechung meiner eigenen Befunde noch zurückkommen.

Dieselbe Art der Chromosomengenese, d. h. die Ausbildung der chromatischen Spiralen in den Telophasenchromosomen, die Bildung des Ruhekerns mittels Anastomosen, die zwischen den Spiralen entstehen, und das Wiedererscheinen der freien Spiralen in der Prophase, sowie das Vorhandensein einer Chromosomenachse hat Bonnevie (3) auch in den Generationszellen beobachten können. Sie wurden von ihr in ihrer Arbeit

»Chromosomenstudien III. Über Chromatinreifung in *Allium cepa*« beschrieben. Aber nicht nur in bezug auf die Chromosomengenese und die innere Struktur der Chromosomen, sondern auch überhaupt im Ablauf der Teilungen selbst findet sie die größte, weitestgehende Ähnlichkeit zwischen den somatischen und generativen Mitosen. Diese Anschauung, die Bonnevie schon in allen ihren früheren Arbeiten vertreten hat (Bonnevie [2]), wird auch durch diesen Vergleich der beiderlei Mitosen bei *Allium cepa* gestützt.

d) Bonnevies Befunde an den generativen Zellen.

In ihrer Arbeit über die Reifungsteilungen beschreibt Bonnevie zunächst noch einmal die Mitosen an den Wandzellen der Pollensäcke. Sie gleichen den oben beschriebenen somatischen Teilungen der Wurzelspitze, mit Ausnahme weniger geringfügiger Abweichungen, z. B. der Bildung eines Chromatinknotens, die aber mehr äußerlicher Art sind und durch die Form der Zellen bedingt sein sollen. Dann geht die Verf. zur Beschreibung der Pollenmutterzellen über. In der Telophase der letzten Teilung der Wandzellen findet sie noch keine Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlauf somatischer Mitosen. Auch in der Ausbildung und Rückbildung des Ruhekerns ist kein Unterschied bemerkbar. Hie und da treten zwischen den freien Spiralen Anastomosen auf und dadurch entsteht der Ruhekern. Dann ziehen sich die Anastomosen zurück, die chromatischen Fädchen treten in ihrer ganzen Länge zum Vorschein, indem sie immer zickzackförmig gebogen oder spiralförmig gedreht erscheinen. Jetzt aber wird nach Bonnevie (3) der Charakter der somatischen Teilung alteriert durch Einschaltung eines Prozesses, der in den Stadien der Präsynapsis, Synapsis und Postsynapsis seinen Ausdruck findet und zu einer paarweisen Konjugation der Chromosomen führt. Dieser Prozeß wird damit eingeleitet, daß die Prophasenfädchen mehr oder weniger paarweise angeordnet werden (Präsynapsis, Bonnevie [3] Fig. 20 u. 21) und so immer zu zweien von einer im Inneren des Kerns gelegenen chromatischen Substanzanhäufung (Bonnevies »Chromatinknoten«) radiär ausstrahlen. Die Doppelfädigkeit läßt sich in dem darauffolgenden Stadium immer nachweisen, sie wird sogar zusehends deutlicher (Bonnevie [3] Fig. 22 23 24).

Zu gleicher Zeit treten im Kerninneren außer dem schon beschriebenen Chromatinknoten andere Chromatinansammlungen auf, bis fast das ganze Chromatin zu einer einzigen Masse zusammengeballt erscheint. Aus dieser Chromatinmasse ragen dann Doppelfädchen heraus. Es ist das Stadium der Synapsis nach Bonnevie ([3] Fig. 22). In dem sich

anschließenden Stadium der Postsynapsis sollen »die Komponenten jedes der oben beschriebenen Fädchenpaare zu einem einzigen Faden verschmelzen, in welchem während einer langen Periode keine Spur von Duplizität wahrzunehmen ist« (Bonnevie [3], Fig. 27 und 28). Die beschriebene Chromatinmasse lockert sich dann allmählich auf, es geht aus ihr eine Anzahl Fäden hervor, die zweimal so dick sind, wie die Einzelfädchen eines Chromosomenpaares in der Präsynapsis. Die Prophase, die durch diese drei Stadien der Präsynapsis, der Synapsis und der Postsynapsis unterbrochen worden ist, zeigt in ihrem weiteren Verlauf wieder eine völlige Übereinstimmung mit der Prophase der somatischen Zellen. Die Chromosomen, deren Zahl auf die Hälfte reduziert ist, werden kürzer und dicker. Es tritt eine Längsspaltung in ihnen auf und die gespaltenen Chromosomen werden in die Äquatorialplatte eingestellt. Man sieht also, daß der Unterschied der generativen Teilungen gegenüber den somatischen mit jenem doppelfädigen Stadium, das Bonnevie in der frühen Prophase der ersten Reifungsteilung beschreibt, einsetzt. Dieses Stadium, welches nach Bonnevie also für die Reifungsmitosen absolut charakteristisch ist, soll auch die erste Andeutung des Prozesses der Chromosomenreduktion auf dem Wege der Parallelkonjugation enthalten. Wenn nun am Schluß der ersten Reifungsteilung die Tochterchromosomen zu den Polen aufsteigen, so zeigen sie bereits eine Längsspaltung, welche nach Bonnevie eine frühzeitige Trennung in die Tochterchromosomen der nächsten Mitose, also der zweiten Reifungsteilung bedeutet.

Indem diese Fäden an Dicke zunehmen, werden sie, ohne daß erst durch Anastomosenbildung es zu einer Ruhestruktur kommt, direkt in die Prophase der zweiten Reifungsteilung übergeführt. Dieser Ausfall der Ruhestruktur ist nach Bonnevie den Reifungsmitosen eigentümlich, was ja auch im Einklang mit den Befunden andrer Untersuchungen steht.

e) Die heterotypischen Merkmale nach Bonnevie.

Zusammenfassend kommt also Bonnevie bei ihrem Vergleich zwischen den Reifungsmitosen und den somatischen Mitosen zu der Anschauung, daß »sämtliche für den Lebenscyklus einer somatischen Zelle charakteristischen Perioden auch in jeder der beiden Zellgenerationen der Reifungsperiode vertreten sind«. Mit den Ausnahmen, daß erstens vor der zweiten Reifungsteilung die Ruheperiode ausgefallen ist und zweitens »in der Prophase der ersten Reifungsteilung eine Periode (die Chromosomenkonjugation) eingeschoben ist, für welche in den somatischen Zellen kein Seitenstück zu finden ist«. Sollen diese Feststellungen Bonnevies

zu Recht bestehen, so darf das Bild des Ruhekerns nur in der Reihe der Reduktionsteilungen fehlen und andrerseits dürfen sich in der Serie der somatischen Teilungsstadien jene Prophasenbilder mit doppelfädigen Chromosomen, die aus dem Chromatinknoten radiär ausstrahlen ebenso, wie die Synapsisstadien[1]) nicht vorfinden. Auf das Vorhandensein oder Fehlen dieser Bilder muß also beim Studium der somatischen Teilungen besonders geachtet werden. Von den beiden Merkmalen, die nach Bonnevie die Reifungsmitosen von den somatischen unterscheiden sollen, ist insbesondre das zweite von großer theoretischer Bedeutung. Indem nämlich Bonnevie das doppel- und parallelfädige Stadium für die Prophase der ersten Reifungsteilung reserviert und für diese Teilung als typisch betrachtet, stützt sie damit die Theorie der Parallelkonjugation. Ohne auf die viel erörterte Frage nach der Beurteilung dieser Theorie im allgemeinen einzugehen, möchte ich doch hier von vornherein folgenden Gesichtspunkt herausheben: Sollte der Nachweis gelingen, daß die nämlichen Bilder von Doppelfäden auch in der Prophase somatischer Zellen vorkommen, dann liegt keine Berechtigung vor, sie in den generativen Zellen als Ausdruck einer die Reduktion bewirkenden Parallelkonjugation anzusehen.

f) Zusammenfassung der Befunde und Anschauungen Bonnevies.

Das Ergebnis der Bonnevieschen Arbeit war also kurz gefaßt folgendes: 1. eine neue Theorie der Chromosomengenese[2]). 2. eine neue Beschreibung des Chromosomenaufbaues, im Anschluß daran eine neue Auffassung von der Teilung der Chromosomen, 3. in bezug auf die Reifungsteilungen läßt sie nurmehr zwei Unterscheidungsmerkmale

[1]) Was die Frage der Synapsis, ihres Zustandekommens und ihrer Bewertung im Cyklus der Prophasenstadien der ersten Reifungsteilung anlangt, so kann ich zu derselben auf Grund meiner Untersuchungen der somatischen Mitosen natürlich keine Stellung nehmen. Nur das eine möchte ich bemerken, daß ich synapisähnliche Zusammenschiebungen des Prophasenkerninhaltes in mangelhaft fixierten Wurzelspitzen hier und da getroffen habe und daß solche »Pseudosynapsiskerne« durch Alkoholfixierung absichtlich hervorgerufen werden konnten. Bilder von solcher Pseudosynapsis aus der Wurzelspitze von *Allium cepa* findet man bei Wassermann (38).

[2]) Wie Vejdovsky (37) hervorhebt, war die Spiralenstruktur der Chromosomen zuerst von Baranecky (Bot. Ztg. 1880) (zit. nach Vejdovsky) an *Tradescantia virginica* beschrieben, seitdem von einigen andern Autoren an verschiedenen pflanzlichen und tierischen Zellen gesehen, aber doch wenig beachtet worden, und so ist die Kenntnis von dieser Struktur in Vergessenheit gekommen, bis sie von Bonnevie neu entdeckt wurde.

gegenüber den somatischen Mitosen gelten: Den Ausfall des Ruhekerns zwischen den beiden Reifungsteilungen, und die Einschiebung des Reduktionsvorganges auf dem Wege der Parallelkonjugation in die Prophase der ersten Reifungsteilung. Diese Ergebnisse der Bonnevieschen Untersuchungen waren, was die Chromosomengenese und die Chromosomenstruktur betrifft, ganz neu (s. Anm. S. 348) und konnten einen gewissen, auch von der Verf. erhobenen Anspruch (Bonnevie [1], S. 497) auf allgemeine Gültigkeit machen, da sie an systematisch weit von einander entfernten Arten, wie *Allium*, *Ascaris* und *Amphiuma*, gemacht worden sind. Um diese Anschauungen Bonnevies und die Befunde, auf die sie sich stützen, nachzukontrollieren, wurde von mir auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. Rückert im Münchener anatomischen Institut deren Nachprüfung zunächst an den somatischen Zellen vorgenommen.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Rückert meinen verbindlichsten Dank aussprechen sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit, wie für die Hilfe, die ich in ihrem Verlaufe in so reichem Maße von ihm erfahren habe. Auch Herrn Dr. Wassermann, Assistent am Anatomischen Institut, schulde ich für die wertvolle Unterstützung, die mir von seiner Seite zuteil geworden ist, aufrichtigen Dank.

Zur Nachkontrolle wurde *Allium cepa* gewählt. Schon aus dem Grunde, weil sich hier nach Aussage Bonnevies selbst die von ihr beschriebenen Verhältnisse am meisten klar und typisch zeigen. Die Alliumarten sind oft eingehend untersucht worden (Schaffner, Némec, Merriman, Berghs, Grégoire, Dehorne, Lundegardh u. a.). Eine erneute Untersuchung dieses Objekts scheint trotzdem gerechtfertigt durch den Umstand, daß bis jetzt noch keine Übereinstimmung in der Deutung der an *Allium* erhobenen Befunde erreicht wurde. Natürlich erwuchs daraus die Notwendigkeit, die eignen Befunde mit den entsprechenden Ergebnissen nicht nur Bonnevies, sondern auch der übrigen Untersucher unsres Objekts zu vergleichen. Zu diesem Zwecke werde ich nach der Beschreibung jeder Teilungsphase in die Diskussion mit vorliegenden Befunden und Anschauungen eintreten. Ein die Untersuchung begünstigendes Moment ist in der Größe der Chromosomen von *Allium* und ihrer geringen Anzahl gegeben. Die *Allium*-Zellen lassen sich leicht gut fixieren und färben. Die Teilungen gehen rasch vor sich, sodaß man auf einem Schnitt in günstigen Fällen fast alle Teilungsstadien treffen kann. Die Größe der einzelnen Zellen überschreitet für gewöhnlich nicht 25 μ, so daß man auf entsprechend dicken Schnitten auch ganze Zellen bequem studieren kann.

II. Eigene Untersuchungen.

a) Technisches.

Als Material dienten mir die Wurzelspitzen von *Allium cepa*-Zwiebeln, die in Wasser oder Sägespänen, oder in Nährlösung gezogen wurden. Als Nährlösung benutzte ich das gebräuchliche Gemisch von

1000 g destilliertes Wasser,
0,5 g Salpeter,
0,2 g schwefelsaure Magnesia und
0,1 g Eisenvitriol.

Ich will gleich an dieser Stelle hinzufügen, daß die verschiedenen Substrate, in denen sich die Wurzelspitzen entwickelt hatten, auf das morphologische Verhalten der Zellen ohne besonderen Einfluß geblieben sind. Es schienen weder Form- noch Größenunterschiede, noch die Häufigkeit der Teilungen, nach der Zahl der jeweils vorhandenen Teilungsbilder berechnet, beeinflußt zu sein. Meine Bilder stammen meist aus den Wurzelspitzen, die in der oben angegebenen Nährlösung oder in Sägespänen gewachsen waren. Einige aber wurden den Wurzelspitzen, die im Wasser sich entwickelten, entnommen. Als Fixierungsflüssigkeit benutzte ich die wäßrige Flemmingsche Lösung, die Lösungen von Carnoy, Gilson, Bouin, Meves-Flemming, Chamberlein, Sublimat-Eisessig. Die besten Resultate bekam ich nach Anwendung der Flemmingschen Lösung und nach Fixierung mit Sublimat-Eisessig. Am meisten alteriert werden, wie es auch Lundegardh (24) fand, durch die Fixierungsflüssigkeiten die Stadien, wo das Chromatin eine feine Verteilung erreicht, also die Stadien, die sich um den Ruhekern gruppieren, die Übergänge aus der späten Telophase in die Ruhestruktur, die Ruhestruktur selbst und die ersten Andeutungen der Prophase; dieser Empfindlichkeit entsprechend weisen die Zellkerne dieser Stadien je nach der angewandten Fixierungsflüssigkeit die meisten Unterschiede in ihrer Struktur auf. Stadien mit wohl ausgebildeten Chromosomen dagegen, also von der Prophase ab bis in die Telophase hinein erhalten nach allen Fixierungsmethoden annähernd das gleiche Aussehen. Auf die Unterschiede, die von den verschiedenen Fixationen herrühren, wird an den entsprechenden Stellen, nämlich bei der Beschreibung der Ruhekerne näher eingegangen. Eingebettet war mein Material ausschließlich in Paraffin. Die Schnittdicke der Serien variierte zwischen 3—30 μ. Zur Stückfärbung benutzte ich Carmin, zur Schnittfärbung Saffranin, Eisenhämatoxylin-Heidenhain, Hansensches

Hämatoxylin und Methylgrün. Zu einem besondren, später zu besprechenden Zweck habe ich die Nucleolenfärbung nach Montgomery und nach Obst gemacht.

b) Befunde.

Bevor ich zu der Beschreibung meiner Befunde übergehe, möchte ich hervorheben, daß dieselben in den Hauptzügen in meiner vorläufigen Mitteilung (35) dargestellt worden sind und daß ich schon damals auf die große Übereinstimmung meiner Befunde mit denen von Lundegardh hingewiesen habe. Lundegardhs vorläufige Mitteilung erschien zwar schon im Jahre 1910 in einer schwedischen Zeitschrift, ich bekam aber erst Kenntnis von ihr, nachdem meine eigenen Untersuchungen schon abgeschlossen waren und bin unabhängig von diesem Autor zu meinen Ergebnissen gekommen. Inzwischen ist auch die ausführliche Arbeit Lundegardhs (24) erschienen, die aber in bezug auf tatsächliche Befunde nur eine Bestätigung und ausführlichere Besprechung der im Jahre 1910 bereits mitgeteilten enthält.

1. Metaphase.

Bei der Besprechung meiner Befunde möchte ich von dem Stadium der Metaphase ausgehen, da hier die Verhältnisse am meisten klar und deutlich liegen. In diesem Stadium begegnen uns die Chromosomen von Anfang an, d. h. vom Moment der Auflösung der Kernmembran ab, in Form von Doppelstäbchen, die ohne irgend eine Zwischensubstanz nebeneinander liegen. Beide Stäbchen haben gleiche Größe, gleiche Dicke und in den meisten Fällen gleiche Orientierung und gleiche Form. In seltenen Fällen ist eines der beiden Schwesterstäbchen in der Form von andern abweichend. Z. B. an einem Ende gebogen, während das andre gestreckt ist, oder in seiner ganzen Länge schwach gekrümmt (Fig. 1). Auch die längsgespaltenen Chromosomen als Ganzes betrachtet, zeigen keine wesentlichen Abweichungen von einander, was Größe und Dicke anbetrifft. Die Spalthälften befinden sich in Superposition. Selten und jedenfalls nicht in der meristematischen Zone, sieht man, daß die Chromosomen wirklich eine Äquatorialplatte bilden, d. h. in eine Ebene zu liegen kommen. Das scheint im Zusammenhang mit dem raschen Ablauf der Teilungen zu stehen. Es fehlt eben die Zeit, um die Äquatorialplatte vollständig auszubilden. Vielmehr sieht man oft an demselben Bild noch letzte Übergänge aus der Prophase und Zeichen bereits beginnender Anaphase. Ersteres dokumentiert sich in der Orientierung der Doppelstäbchen mit ihrer Längsachse parallel den Spindelfasern, so wie es für die späte Prophase typisch

ist (Fig. 1 unten). Der Übergang in die Anaphase macht sich in der zunehmenden Entfernung der beiden Stäbchen von einander bemerkbar (Fig. 1 links). In der Aufsicht scheinen die Chromosomen ganz homogen, die Querschnitte zeigen eine dunkeltingierte Außenschicht, die überall dieselbe Dicke hat und ringförmig eine helle zylindrische Zone (Fig. 4a) umgibt. Die Zahl der längsgespaltenen Chromosomen betrug in den für die Zählung günstig gelegenen Fällen immer 16, manchmal zeigten die einzelnen Metaphasenchromosomen eine Unterbrechung, meistens in der Mitte des Chromosoms. Sie kommt aber nicht regelmäßig vor, vielleicht ist sie einfach durch Fixierungsmitteleinwirkung verursacht (Fig. 2 rechts).

2. Diskussion über die Metaphasenstrukturen.

Trotz der relativ einfachen Verhältnisse in der Metaphase herrschen auch über dieses Stadium untereinander nicht vereinbare Meinungsverschiedenheiten, und zwar über sehr wesentliche Momente. Meine Befunde zeigen zweifellos einen Doppelbau der Metaphasenchromosomen, und zwar treten die Chromosomen schon als Doppelelemente in die Metaphase ein, nicht aber werden sie hier zu solchen, wie es Bonnevie und Merriman (26) beschreiben (an demselben Objekt, *Allium cepa*). Bonnevie schildert, wie erinnerlich, für das Metaphasenstadium oder ein unmittelbar davorstehendes einen besondren, durch die Teilung der Chromosomenachse eingeleiteten Teilungsvorgang der Elemente. Ich konnte an meinen besten *Allium*-Präparaten auch auf ebenso dünnen und ebenso gefärbten Schnitten, wie die Bonnevies es waren, unter Benutzung der stärksten Vergrößerung (Oc. 18), auch bei Untersuchung in monochromatischem Licht Gebilde, die mit einer Chromosomenachse sich identifizieren ließen, absolut nicht unterscheiden.

Merriman (26) sagt, ohne näher darauf einzugehen, die Spaltung der Chromosomen erfolge nach Auflösung der Kernmembran. Dabei bildet sie aber die Prophasenchromosomen (noch in der Kernvacuole eingeschlossen) als Paare von Stäbchen mit sehr deutlichem Zwischenraum ab. Dieser wird aber von Merriman nicht als Längsspalte zwischen zwei Chromosomen, sondern als Längslichtung, die in einem Chromosom auftreten soll, aufgefaßt[1]).

[1]) Diese Deutung ist offenbar unter dem Einfluß der theoretischen Vorstellungen Merrimans von dem Bau der Chromosomen entstanden. Merriman nimmt an, daß in dem Ruhekern das Chromatin in Körnchen zerlegt wird. In der Prophase ordnen sich die so entstandenen Körnchen zu vieren in Tetraden, wobei je eines an jeder Ecke eines Quadrats lokalisiert ist. Eine Reihe solcher Tetraden hintereinander geschaltet

Grégoire (15) und Némec (31) stimmen darin überein, was auch mit meinen Befunden im Einklang ist, daß die Chromosomen schon längsgespalten in die Äquatorialplatte eintreten, obwohl sie über den Moment und das Stadium, in dem die Spaltung erfolgt, verschiedener Meinung sind, wie es an entsprechenden Stellen noch näher erörtert wird.

Eine paarige Anordnung der längsgespaltenen Chromosomen, ebenso eine sehr genaue Einordnung der Metaphasenchromosomen in eine Ebene, wie es bei andern Pflanzen beschrieben wurde, z. B. von Müller (29) bei *Nayas marina*, konnte ich bei *Allium* nicht feststellen.

3. Anaphase.

Das Auseinanderweichen der Chromosomen beginnt, wie schon erwähnt, sehr früh in der Metaphase. Die Trennung der Chromosomen geht für gewöhnlich von einem Ende aus, das andere bleibt mit dem des Schwesterchromosoms längere Zeit zusammenhängend (s. Fig. 1 links). Aus dieser Art des Auseinanderweichens könnte man für die Mehrzahl der Fälle auf eine terminale Befestigung der Spindelfasern schließen. Direkt läßt sich eine solche schwer feststellen wegen der großen Zahl der Spindelfäserchen und der Zartheit dieser Gebilde. Ich habe auch keine für die Darstellung der achromatischen Figuren specifische Färbung gemacht. Auch die

---

bilden das Prophasenchromosom. Im Laufe der Prophase verschmelzen die Körnchen, die hintereinander angeordnet sind, zu einer ganzen Reihe. Zwischen den Körnchenreihen sollen die oben besprochenen Längslichtungen in den Prophasenchromosomen entstehen. In der späteren Prophase verschmelzen auch die an einer Seite des Quadrats gelegenen Körnchen untereinander, ihre Substanz wird ausgehöhlt, sie bilden nun einen Halbring, die ganze Reihe der hintereinander befindlichen Körnchen aber eine Halbröhre, welche das Tochterchromosom repräsentiert. Diese Halbröhren ergänzen sich zu ganzen Röhren und diese werden in der Metaphase voneinander entfernt. Nunmehr erfolgen dieselben Prozesse im rückläufigen Sinne. Die einheitliche tubuläre Struktur der Anaphasenchromosomen erfährt einen Zerfall in hintereinandergeordnete Ringe, diese wiederum wandeln sich in Tetraden um. Die Körnchen der Tetraden verlieren ihren Zusammenhang untereinander und kommen frei ins Kerninnere zu liegen. Durch Anastomosen entstehen die Ruhestrukturen. Das Schematische dieser Auffassung leuchtet ohne weiteres ein. Diese Theorie wurde von Grégoire (15) einer gründlichen Kritik unterworfen. Ich möchte daher hier nicht weiter darauf eingehen, sondern nur auf die Unzulänglichkeit der oben angeführten Deutung der Längsspalte als Längslichtung hinweisen. Wäre nämlich die in Merrimans Figuren abgebildete Längsspalte wirklich bloß eine Längslichtung, so müßte man, um ihr regelmäßiges Vorhandensein in den Chromosomen erklären zu können, annehmen, daß man diese immer in der Seitenansicht zu Gesicht bekommt, denn bei jeder Kantenstellung würde eine Längslichtung nicht zu sehen sein. Ebenso müßte man sich die Chromosomen als absolut starre und sehr regelmäßig gebaute Gebilde vorstellen, denn sonst würden unbedingt Verschiebungen der vier Körnchenreihen auftreten, die auch die Längslichtung zum Verschwinden bringen würden.

meist beobachtete Stäbchenform der Anaphasenchromosomen würde für die terminale Befestigung der Spindelfasern sprechen, während das gelegentliche Vorkommen der Schleifen- und Hakenform jeweils eine Insertion der Fäden in der Mitte (Schleifenform) oder zwischen Mitte und Ende (Hakenform) des Chromosoms vermuten ließe, wenn man es überhaupt für gerechtfertigt hält, aus der Chromosomenform einen Schluß auf die Spindelfaserinsertion zu ziehen. Jedenfalls kann diese nicht die einzige Ursache für das Entstehen der Chromosomenform sein, denn eben dieselben Stäbchen, Haken und Schleifen wie in der Anaphase, findet man auch in der Metaphase und in der späten Prophase, Stadien, in denen der Zug der Spindelfasern nicht in Betracht kommt (Fig. 38).

Das Aussehen der Chromosomen bleibt zunächst noch unverändert (Fig. 3); es gleicht vollkommen dem, das jede Hälfte der Metaphasenchromosomen dargeboten hat. In der Seitenansicht erscheinen die Chromosomen ganz homogen. Die Querschnitte zeigen dagegen eine innere Differenzierung genau entsprechend derjenigen, die wir an den Querschnitten jeder Hälfte der Metaphasenchromosomen gesehen haben (Fig. 4a). Es läßt sich nämlich auch hier deutlich eine dunkle ringförmige Oberflächenschicht, die eine helle Innenzone umgibt, unterscheiden. In der späteren Anaphase ändert sich aber das Aussehen des Chromosomenquerschnittes. Er ist in seiner hellen Innenzone größer geworden und ist nicht mehr rund, sondern polygonal, wobei die Seiten des Polygons nicht gleichmäßig dick sind. Das Chromatin ist vielmehr an einzelnen Stellen stärker angehäuft, auf den dazwischen liegenden Strecken dagegen vermindert (Fig. 4b, 7, 8). Es geht also eine Verschiebung des Chromatins, das vorher ganz gleichmäßig über die Oberfläche des Chromosoms verteilt war, vor sich.

4. Diskussion der Anaphasenstrukturen.

In dem Stadium der Anaphase wurde von manchen Autoren das Auftreten einer »Längsspalte« beschrieben. Die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer solchen hat eine gewisse Bedeutung, insofern Grégoire (16) und seine Schule sie in der Anaphase der somatischen Zellen in Abrede stellen, dagegen in der Anaphase der ersten Reifungsteilung als immer vorhanden und daher zu den heterotypischen Charakteren gehörig betrachten.

Als entschiedenster Verfechter der Anaphasenspalte ist Dehorne (7) zu nennen. Tatsächlich spricht die Mehrzahl der Schleifen, die in Dehornes Figur 21 abgebildet sind, für das Vorhandensein einer Längsspaltung. Ich kann demgegenüber nur betonen, daß mir niemals der-

artige Bilder zu Gesicht gekommen sind und daß daher die einzige Figur Dehornes meine gegenteiligen Befunde nicht entkräften kann [1]).

Dieser Standpunkt wird auch durch die Tatsache gestützt, daß Bonnevie (1), wie sie selbst angibt, nur ausnahmsweise eine Spalte in den Tochterchromosomen gefunden hat und auch nur in einer einzigen Abbildung (Fig. 79) diese Erscheinung registriert.

Merriman (26) sieht in den Anaphasenchromosomen immer eine »Längslichtung«. Aus den oben dargelegten Gründen (siehe S. 352) dürfte jedoch auch dieser Behauptung Merrimans kein Gewicht beizumessen sein.

Lundegardh (24) sagt, die Anaphasenspalte wäre ebenso deutlich wie die Prophasenspalte. Von den Figuren, mit welchen Lundegardh diese Anschauung belegt, ist aber die Figur 9 seiner vorläufigen Mitteilung nach der gebräuchlichen Nomenklatur sicher als Telophase zu bezeichnen und die Figur 10a bedeutet, wenn sie wirklich den Anschnitt eines Anaphasenkerns darstellen sollte, der Lagerung der Chromosomen nach eine unregelmäßige, vielleicht verzögert ablaufende Mitose. In seiner ausführlichen Arbeit hat Lundegardh keine einzige Anaphase abgebildet. Wenn er also in dem einzigen für seine Anschauungen sprechenden Beispiel in Wirklichkeit eine Telophasenspalte dargestellt hat, und wenn auch ich, wie wir sehen werden, in der Telophase regelmäßig eine Duplizität der Chromosomen gefunden habe, so ist der Gegensatz zwischen Lundegardhs und meiner die Anaphasenspalte betreffenden Auffassung doch nur ein scheinbarer.

Wenn ich in Vorstehendem schon bemerkt habe, daß ich eine Telophasenspalte, wenn man so sagen darf, beschreiben werde, so erhellt daraus, daß ich dem gelegentlichen Auftreten einer Anaphasenspaltung keine prinzipielle Bedeutung zuerkenne. In einem solchen Falle würde es sich eben um den vorzeitigen Eintritt einer gewöhnlich in die Telophase fallenden Erscheinung handeln.

Schließlich verdient noch Dehornes Theorie von der »Division und Subdivision« Berücksichtigung. Ohne auf diese Anschauung näher einzugehen, sei nur bemerkt, daß ihr nicht nur die Annahme einer Spaltung, sondern auch einer Paarung der gespaltenen Chromosomen in der Ana-

---

[1]) Der in Fig. 6 wiedergegebene im Anaphasenstadium befindliche Kern zeigt Chromosomen, die wahrscheinlich infolge von Vacuolisierung längsgespalten erscheinen. Es ist das aber eine Ausnahmeerscheinung, denn regelmäßigerweise treten solche Veränderungen erst an den Telophasenchromosomen auf, und wir haben es daher mit einer beim normalen Ablauf der Mitose nicht in diese Phase gehörigen, also verfrühten Vorgang zu tun.

phase zugrunde liegt. Diese beiden Momente sollen die Abbildungen Dehornes veranschaulichen. Ebenso wenig, wie ich mich von dem regelmäßigen Vorhandensein der Längsspalte überzeugen konnte, fand ich jemals eine deutliche Paarung der Anaphasenchromosomen. Eine solche könnte möglicherweise dadurch vorgetäuscht werden, daß die enge räumliche Beziehung zwischen den einzelnen Elementen hier natürlich auch manchmal je zwei in besonders enge Nachbarschaft bringt. Aber es kommen ebenso häufig isolierte Chromosomen vor und es ist vollends keine Rede davon, daß die gelegentlich »paarweise« zusammengeordneten Stäbchen von gleicher Länge wären, wie es doch die Theorie von Dehorne verlangen müßte. Damit wende ich mich zugleich gegen eine neuere Angabe von Müller, der an einigen Pflanzenarten eine paarige Anordnung der Chromosomen in somatischen Zellen beobachtet haben will, und daran theoretische Betrachtungen anknüpft, welche die Frage der »homologen« Chromosomen betreffen.

5. Telophase.

Am Schlusse der Anaphase findet eine sehr starke Kontraktion statt, die sowohl den ganzen Chromosomenkomplex, wie jedes einzelne Chromosom betrifft (Fig. 9). Dieses Stadium, das schon Hof (20) beobachtet hat, wurde von Grégoire (14) als »Tassement polaire« bezeichnet. Es scheint in dem Moment zu erfolgen, da die Tochterkerne noch vor der Bildung der Zwischenwand ihre weiteste Entfernung von einander erreicht haben (vgl. Fig. 9—12). Müller hat dieselbe Erscheinung bei *Nayas marina* gesehen. Während dieser Periode lassen sich irgendwelche feinere Strukturen an dem Chromosomenballen nicht erkennen. Wenn sich aber im weiteren Verlaufe der Telophase, welcher die beiden Tochterkerne nun wieder einander nähert, einzelne Chromosomen von dem fast kugelrunden Ballen, den sie im Tassementstadium gebildet hatten, ablösen, sieht man an ihnen deutlich eine Verteilung der chromatischen Substanz auf zwei Fäden (Fig. 10). Die beiden Fäden ziehen bald parallel nebeneinander, wobei ihr gegenseitiger Abstand wechselt und auch streckenweise eine völlige Aneinanderlegung vorkommt, bald kreuzen sie sich und trennen sich dann wieder oder sie bilden mehr oder weniger dichte spiralige Windungen umeinander. Die Zwischensubstanz erscheint hell. Die beschriebenen Chromatinanordnungen treten bei fortschreitender Telophase in jedem Chromosom hervor. Alle sehen jetzt wie aufgelockert aus, wie von hellen, verschieden geformten Lücken durchbrochen (Fig. 11, 12). Diese Lücken sind von chromatischer Substanz begrenzt, welche Fäden von ungleicher Dicke darstellt. Geht man bei stärkster Vergrößerung an

eine genaue Analyse des Bildes, so läßt sich an dem zunächst schwer analysierbaren Netzwerk, das jedes Chromosom zeigt, deutlich eine Orientierung des Chromatins auf zwei Hauptzüge feststellen.

Die Verteilung des Chromatins wird allmählich regelmäßiger, sodaß am Schlusse der Telophase in jedem Chromosom zwei chromatische Fäden erscheinen. In derselben Zeit entsteht auch die Kernmembran (Fig. 12). Die beiden aus einem Chromosom entstandenen Fäden gleichen sich in bezug auf Länge und Dicke vollkommen. Kleine chromatische Anschwellungen (Fig. 13) der Fädchen sind wahrscheinlich die Ausgangspunkte für Anastomosen, die in diesem Stadium der späten Telophase gebildet werden (Fig. 14, 15). Dieselben entstehen sowohl zwischen den Fädchen, den Tochterchromosomen selbst, wie zwischen den Fäden der benachbarten Chromosomen. Die Ausbildung der Anastomosen ist das erste Zeichen des Überganges der Telophasenkerne in die Ruhekerne. Zu gleicher Zeit ändert sich die Form des Kernes. Die Telophasenkerne haben zuerst beinahe Kugelform, die an dem von der Schwesterzelle abgewandten Pol eine tiefe Impression trägt (Fig. 13, 14, 15). In späteren Stadien wird die Kernform oval immer mit der sehr deutlichen polaren Impression, sodaß die Längsschnitte dieser Stadien bohnenförmig aussehen (Fig. 15). Erst beim Übergang in den Ruhekern wird die polare Aushöhlung ausgeglichen und eine mehr runde Form angenommen (Fig. 16).

6. Diskussion über die Telophasenstrukturen.

In das Stadium der Telophase verlegt Bonnevie (1) die Ausbildung zunächst der spiraligen chromatischen Leisten, die im Laufe der Telophase mit dem Schwinden der achromatischen Substanz, die im Innern des Chromosoms gelegen war, zu einem freien spiraligen Faden umgewandelt wird. Die ersten Anlagen dieser Bildungen sollen schon im Tassementstadium vorliegen. Meine Bilder sowie die von Grégoire ([15], Fig. 1) und Némec ([31], Fig. 9) zeigen, daß die Chromosomenkontraktion hier so stark ist, daß eine Unterscheidung von Strukturen in diesen Stadien nicht möglich ist. Wie oben besprochen wurde, liegt der Beginn der Veränderungen in der Verteilung der chromatischen Substanz in der Anaphase, in dem Tassementstadium gehen zweifellos die Veränderungen weiter vor sich, sonst würde ja die Struktur der Telophasenchromosomen, die aus dem Tassementstadium hervorgehen, derjenigen der Anaphasenchromosomen vollständig gleich sein.

Ein Vergleich zwischen den Bildern Bonnevies ([1], Fig. 40—47, 57—62) und den meinigen (Fig. 9—15), sowie denen von Grégoire ([15], Fig. 23), von Dehorne ([7], Fig. 23—24) und von Lundegardh ([24],

Fig. 54—58) zeigt, daß Bonnevie wohl unter dem Einfluß ihrer Theorie die komplizierte Wirklichkeit in ihren Bildern nicht immer ganz zum Ausdruck gebracht hat. In den Fällen, wo die von Bonnevie gebrachten Bilder die tatsächlichen Verhältnisse, wie ich sie beobachtet habe, wiedergeben, widersprechen sie ihrer Annahme von der Entstehung eines spiraligen Fadens aus jedem Telophasenchromosom. So läßt sich z. B. ihre Fig. 77 unmöglich als Querschnittsbild der Windungen eines spiraligen Fadens erklären. Es ist natürlich nicht zu erwarten, wie dünn die Schnitte auch sein mögen, daß man den Querschnitt des spiraligen Fadens genau als einen Punkt treffen wird. Man muß schon eher Halbringe als Ausdruck einer Windung erwarten, da diese letzten, wie es aus Längsschnitten zu ersehen ist (Fig. 40—44, 57—59), nicht sehr dicht disponiert sind. Aber daß ein spiraliger Faden ganze geschlossene Konturen, wie sie Bonnevie (Fig. 77) zeigt, bildet, ist schwer zu erklären. Die Querschnittsbilder dieser Stadien in meinen Präparaten zeigen in früheren Stadien geschlossene Polygone mit unregelmäßig dicken Seiten, was der ungleichmäßigen Verteilung der chromatischen Substanz entspricht (s. Fig. 7, 8, die eine völlige Übereinstimmung mit Bonnevies Fig. 76, 77 zeigt). In späteren Stadien sind sie schwer zu analysieren, da zwischen den beiden ausgebildeten Fäden Anastomosen entstehen. In günstigen Fällen kann man die Querschnitte der beiden Fädchen als zwei Punkte eine Strecke weit durch Heben und Senken der Mikrometerschraube verfolgen (Fig. 18), bis sie sich zu scheinbar einem Faden vereinigen oder bis wieder Anastomosen das Querschnittsbild verändern.

Bonnevies Längsschnittbilder widersprechen ihren theoretischen Annahmen noch mehr. Wenn man nämlich die Telophasenbilder Bonnevies (Fig. 41 a und b, 43, 44, 58) genauer anschaut, wird man sich leicht überzeugen können, daß manche Chromosomen zwei Spiralen enthalten. Z. B. kann das vierte Chromosom von links der Fig. 43 ebenso wie das fünfte Chromosom derselben Figur viel zwangloser durch die Annahme von zwei in derselben Richtung laufenden Spiralen erklärt werden, als durch die Annahme einer einzigen, die dann, um diese Spiraltouren zu bilden, auf der dem Beschauer abgewandten Seite des Chromosoms ihren Weg rückläufig machen müßte, um an der Vorderseite an derselben Stelle zu erscheinen, wo die untere Spirale ihren Ausgang nimmt.

Bonnevie macht selbst das Zugeständnis, in manchen Fällen entstünden aus einem Chromosom zwei Spiralen (Bonnevie [1], Fig. 42 links). Wenn man aber die oben erwähnten Fälle berücksichtigt, so scheint es sonderbar, daß prinzipiell verschiedene chromatische Strukturen so oft neben einander vorkommen sollen. Bedenkt man ferner noch, daß

man selbst unter der Voraussetzung einer ganz getreuen Wiedergabe der Bonnevieschen Befunde erst bei einer viel größeren Anzahl von Beobachtungen, als sie bei cytologischen Arbeiten aus äußeren Gründen gemacht werden, entscheiden könnte, welche von beiden Formen die häufigere und damit die typische ist, so muß man doch sagen, daß die Chromatinspiralentheorie auf keiner besonders festen Grundlage beruht. Wäre die Bildung einer Spirale in dem Telophasenchromosom ein gesetzmäßiger Vorgang, so könnten nicht in einem Kern einfache und doppelte Strukturen nebeneinander vorkommen. Die prinzipielle Bedeutung dieses Unterschiedes scheint Bonnevie entgangen zu sein. Wie erwähnt, begnügt sie sich damit, das Vorkommen von Doppelstrukturen neben den einfachen zu konstatieren, ohne auf diese doch sehr auffallende Tatsache näher einzugehen.

In ihrer letzten Arbeit, die eine Auseinandersetzung mit den Anschauungen von Vejdovsky enthält, geht Bonnevie (4) sogar noch weiter. Sie findet, daß ihre Angabe über das Entstehen einer Spirale in den Telophasenchromosomen »auch von Schneider (1910) für die Salamanderlarve aufs schönste bestätigt wurde. Ein Unterschied unsrer Befunde ist nur (von mir gesperrt) darin zu sehen, daß Schneider in jedem Chromosom zwei spiralige Miten annimmt«. Dieser Unterschied ist aber von grundsätzlicher Bedeutung, denn nach Schneider würde die Zweiteilung des Chromatins und die Entstehung der jungen Chromosomen aus dem Mutterchromosom ein telophasischer Vorgang sein, im Gegensatz zu der bisher herrschenden, auch von Bonnevie vertretenen Annahme, daß diese Vorgänge an die Prophase gebunden sind[1]). Die Befunde Schneiders (34) an Zellen der Salamanderlarven gleichen also ganz meinen eignen Beobachtungen über die Doppelstruktur der Telophasenchromosomen und sprechen wie diese nicht für, sondern gegen Bonnevie.

An derselben Stelle fährt Bonnevie (4) weiter fort (S. 437 Anm.): »Ich konnte in vielen (von mir gesperrt) Fällen, sowohl in Telophasen- als auch Prophasenbildern dem alten Chromosom entsprechend nur einen einzigen Spiralfaden wahrnehmen. Neben diesen ganz klaren Bildern habe ich zwar auch einige gefunden, die sich nur als zwei umeinandergewundene Spiralfäden deuten ließen«. In diesen Zeilen wird, wie es scheint, der Standpunkt, den Bonnevie in der Frage nach der Chromosomengenese eingenommen hat, nicht mehr mit solcher Entschiedenheit vertreten, wie

[1]) Gegenüber der wichtigen Entscheidung, ob zwei oder ein Faden vorliegen, scheint mir die Frage nach der Form dieser Fäden, ob es Spiralen sind oder gestreckte Fäden, ob sie anastomosieren oder nicht, nebensächlich.

in den beiden Arbeiten über *Allium*, die doch die Ausbildung einer einzigen Spirale als einen ganz gesetzmäßigen Vorgang dargestellt haben (Bonnevie [1], 3).

Grégoire, dessen Telophasenbilder mit den meinigen eine große Übereinstimmung zeigen (vgl. Grégoire [15], Fig. 2 und meine Fig. 11—15), begnügt sich damit, für die Chromosomen der Telophasenstadien einen Alveolisierungsprozeß festzustellen. Diese Annahme mag richtig sein. Die Telophasenchromosomen bieten tatsächlich ein Bild, wie es Grégoire beschreibt, aber das Resultat des Prozesses, von welchem die alveolisierten Chromosomen Grégoires sozusagen eine Momentaufnahme bilden, hat er außer acht gelassen. Das Resultat ist, wie es mit zweifelloser Deutlichkeit aus meinen Bildern in Einklang mit denen von Lundegardh (23, 24) und Dehorne (7) hervorgeht, eine ganz genau durchgeführte Verteilung des Chromatins auf zwei Fäden.

Ebenso wie die Telophasenbilder Grégoires scheinen mir die Bilder von Cl. Müller ([28], Fig. 31—34), welche die Telophase von *Najas marina* darstellen, für eine Zweiteilung der Substanz jedes Chromosoms zu sprechen. Müller (28) selbst betrachtet sie ähnlich wie Grégoire lediglich als Ausdruck einer Alveolisierung. Er gibt aber selbst zu (S. 19). »daß bei der Alveolisierung der einzelnen Chromosomen zuweilen Anordnungen der Chromatinkörnchen zustande kommen können, die entfernt dann wirklich an Längsspaltungen erinnern mögen«. Weitergehende Ähnlichkeiten sollen sich aber nicht finden lassen. Ein paar Zeilen vorher weist dabei Müller selbst auf seine Fig. 34 und 2 hin. von denen die erste eine Telophase und die zweite eine Prophase repräsentieren und bezeichnet sie als »besonders instruktiv« in bezug auf »typische Übereinstimmung der Anfangs- und Endstadien der Teilung«. Dieselbe Übereinstimmung existiert aber auch zwischen Fig. 33 und Fig. 11 und 12 und nur eine vorgefaßte Meinung kann unterscheiden, ob es sich in einem Falle (Prophase, Fig. 11, 12) um wirkliche Längsspaltung, im andern (Telophase, Fig. 33, 34) um eine zufällige Anordnung der Chromatinkörnchen bei der Alveolisierung handelt. Es ist nicht zu verstehen, warum Müller ganz gleiche morphologische Erscheinungen verschieden deuten will. Diese Telophasen- und Prophasenbilder, wie man sie hier sieht, werden wohl auf gleiche Weise durch zweireihige Anordnung der chromatischen Substanz zustande kommen.

Schließlich möchte ich noch auf die Arbeit von Fraser und Snell (11) hinweisen, die auch in ihren Abbildungen die Ausbildung zweier chromatischer Fäden in den Telophasen der somatischen Zellen von *Vicia faba* illustrieren (Fig. 5—8).

7. Intermediär- und Ruhekerne.

Der Übergang in die Ruhestruktur manifestiert sich in der weiteren Ausbildung der oben (S. 357) erwähnten Anastomosen. Allmählich verwischt sich jeder Unterschied zwischen ihnen und den ursprünglichen Fädchen und der ganze Kern ist von einem feinen, einzelne größere Chromatinanhäufungen enthaltenden Netzwerk erfüllt (Fig. 21, 22)[1]). Von diesen typischen Ruhekernen weichen die zwischen zwei Teilungsschritten eingeschalteten »Intermediärkerne« (Lundegardh) ab (Fig. 19 u. 20). Sie lassen nämlich in ihrem Netz gewisse Züge unterscheiden, die paarweise angeordnet sind. Diese Hauptzüge heben sich als deutlichere, vielleicht dickere Fäden vom übrigen Netzwerk ab. Man trifft in den Ruhekernen des Meristems bald mehr, bald weniger solcher paarweise und meist

[1]) Die Ausbildung des Netzes und sein Aussehen sind verschieden, je nach der Fixierungsflüssigkeit (wie schon oben erwähnt, werden die Ruhestrukturen durch die Fixierung am meisten alteriert) und je nach der Schicht der Wurzelspitze, der sie angehören, d. h. je nach der Zeitdauer, die das Chromatin zur Ausbildung der Ruhestruktur zur Verfügung hat. Es sei hier gleich vorgreifend bemerkt, daß die im Meristem befindlichen Kerne bei allen Fixierungen ihren Aufbau aus den Telophasendoppelfäden erkennen lassen, was aber noch eingehender besprochen wird.

Die Fixierungslösung nach Bouin hat die Ruhekerne durchweg schlecht fixiert. Die Plerom-, Periblem- und Dermatogenkerne zeigten aufgequollene, mehr fädige als netzartige Struktur. Wahrscheinlich werden dabei die zarteren Anastomosen zerrissen, so daß die Netzstruktur nicht wiedergegeben wird. Carnoy- und Gilson-Fixierungen verursachen das Hervortreten gröberer Klumpen mitten in dem Fadenwerk des Kernes. Die Kerne der äußeren Schicht der Wurzelspitze, die Dermatogenkerne erschienen viel dichter gebaut, also chromatinreicher als die Plerom- und Periblemkerne. Die besten Resultate ergab die Fixierung mit dem Flemming-Gemisch, halb verdünnt (Fig. 22—24) und mit Sublimateisessig (Fig. 21). Diese beiden Fixierungsmittel gaben sehr feine Bilder. Dabei machte auch ich die Beobachtung, die schon Merriman angeführt hat, daß das Flemming-Gemisch eine Körnelung der chromatischen Substanz in allen Teilungsstadien und in allen Wurzelschichten bedingt. So schienen bei Flemming-Fixierung die Pleromkerne (Fig. 22) ziemlich grobe Brocken und Granulationen zu enthalten. Die Periblemkerne (Fig. 23) zeigten neben einer feinen, fädig-netzigen Struktur auch feine Chromatinklümpchen. In den Dermatogenkernen (Fig. 24) war das Chromatin sehr gleichmäßig im Kern verteilt, durchweg feinkörnig, ohne gröbere Klumpen. Die späteren Stadien, so die Prophasen und Metaphasenchromosomen erscheinen auch nicht homogen (Fig. 25), meist unregelmäßig konturiert, manchmal allerdings in nicht ganz einwandfreien Präparaten quer segmentiert. Dagegen zeigten die mit Sublimat fixierten Wurzelspitzen einen mehr homogen-fädigen Charakter ihrer Strukturen (Fig. 21). In allen Wurzelschichten waren die Ruhekerne gleichmäßig fädig-netzig gebaut, ohne die bei Flemming-Fixierung eintretende Körnelung aufzuweisen. Auch die fertig ausgebildeten Chromosomen zeigen ein homogenes Aussehen mit ganz glatter Oberfläche (Fig. 29, 33).

parallel angeordneter Züge, je nachdem ob mehr oder weniger zahlreiche Anastomosen den Parallelismus der Fädchen verwischen, aber zum mindesten ein oder zwei solche Doppelfädchen sind immer noch deutlich in dem Netz des Ruhekerns unterscheidbar (Fig. 17, 19, 20). Es scheint bei der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen hier die nötige Zeit zu fehlen, um eine ganz gleichmäßige Verteilung des Chromatins von den Telophasenfädchen auf die Anastomosen durchzuführen, denn bevor noch alle Anastomosen gebildet worden sind, beginnt schon deren Rückbildung und der Kern geht in das Prophasenstadium über (Fig. 26). Bemerkenswert ist es auch, daß in der meristematischen Zone die Ruhekerne nicht merklich an Größe zunehmen. Es scheint, daß in diesem Stadium keine energische Vermehrung der chromatischen Substanz vor sich geht. So verhält es sich bis in die Prophase hinein, wo dann mit dem Wachstum des Kerns die chromatischen Strukturen sehr intensiv an Masse zuzunehmen scheinen.

8. Diskussion über die Ruhestruktur.

Der Unterschied zwischen den Ruhekernen in der meristematischen Zone (Intermediärkernen) und denen in den weiter von der Wurzelhaube entfernten Zonen der Wurzelspitze ist von fast allen Autoren beachtet und eingehend beschrieben worden, so von Bonnevie (1), Grégoire (13, 15), Lundegardh (23, 24) für *Allium*, von Müller (29) für *Najas*, von Martins Mano (25) für *Solanum tuberosum* und *Phaseolus vulgaris* u. a., immer in dem Sinn, daß die Meristemruhekerne mehr oder weniger die Struktur der Telophase behalten und bis in die Prophase der nächsten Teilung überführen. Gemäß der verschiedenen Auffassung der Telophasenstrukturen müssen die Anschauungen der Autoren auch hier auseinander gehen.

Bonnevie (1) läßt das Ruhekernnetz durch Anastomosen zwischen den einzelnen Spiralen entstehen. Hiergegen kann ich auf meine Telophasenbilder hinweisen, die eben nicht einzelne, sondern doppelte Fäden zeigen und auf die Besprechung der Bonnevieschen Befunde bei der Diskussion über die Telophasenstrukturen.

Die Umwandlung des achromatischen Teiles, des Anaphasenchromosoms, die sie in ihren Saffraninpräparaten Schritt für Schritt verfolgen konnte (Fig. 40—46) bis zur vollständigen Auflösung im Kernsaft habe ich nicht so genau sehen können, obwohl ich auch Saffraninpräparate und sehr dünne Schnitte zum Studium dieser Umbildungen benutzt habe. Ich habe vielmehr, wie ich es bei der Besprechung der Telophasenstruktur beschrieben habe, die Zwischensubstanz, die vom Moment der Ausbildung

der beiden chromatischen Fädchen ab zwischen denselben sichtbar wird, sehr bald noch lange vor der Ausbildung des Ruhekerns farblos gefunden (Fig. 12—17). Ich möchte mich auch bezüglich dieser hellen Zwischensubstanz jedes Urteils enthalten. Es läßt sich nicht entscheiden, ob sie ein farbloser Bestandteil des Chromosoms ist, von diesem während der später zu besprechenden Differenzierung abgesondert, oder ob es Kernflüssigkeit ist, die in das Chromosom eindringt und so das Bild der Alveolisierung hervorruft und zu einer Verteilung des Chromatins auf zwei Fädchen führt (vgl. Anm. S. 355).

Grégoire (15), für den jedes Chromosom für sich ein durch Alveolisierung entstandenes Netz ist, betrachtet den ganzen Ruhekern als ein Netz der Netze, »Le réseau nucléaire est donc un réseau de réseaux«. Gegen diese Auffassung gelten die Einwände, die gegen die Betrachtung der Telophasenstrukturen als einfach regellos alveolisierte Chromosomen schon oben gebracht wurden. Mit ein paar Worten möchte ich auf die von Grégoire und Wygaerts ([13], Fig. 17) beschriebene Entstehungsweise der Anastamosen eingehen. Sie werden betrachtet als: »Résultat d'un phénomène analogue à celui qui se passe lorsque deux corps gélatineux, mis assez intimement en contact sont ensuite graduellement ecartés l'un de l'autre. Dans ce cas il reste entre les deux corps des filaments d'union que ne sont pas autre chose que de la substance gélatineuse étirée. De même les anastomoses ne sont que de la substance chromosomique étirée entre deux bâtonnets qui s'écartent l'un de l'autre après un contact assez étroit«. Dagegen kann ich auf meine Fig. 10 hinweisen, die gerade den Moment nach Entspannung des Tassementstadiums repräsentiert. Man sieht hier, daß die zuerst sich ablösenden Chromosomen in keinerlei Verbindung mit den andern stehen. Dieselbe Unabhängigkeit der Chromosomen unter einander geht aus der Telophasenserie (Fig. 10—14) hervor. Erst spät in der Telophase, schon nach Ausbildung der Kernmembran werden die Anastomosen entwickelt. Diese meine Beschreibung stimmt auch mit den Bildern von Grégoire und Wygaerts (13) überein. Die Fig. 3 dieser Autoren soll die Entstehung der Anastomosen als Resultat der Zusammenballung der Chromosomen in Tassementstadium illustrieren, in Wirklichkeit aber zeigt sie ein viel späteres Stadium mit schon gebildeter Kernmembran entsprechend meinen Fig. 14 und 15. Zwischen Fig. 2 und Fig. 3 (Grégoire und Wygaerts) fehlt also eine ganze Reihe von Bildern, die deutlich zeigen würden, daß die Anastomosen nicht sofort nach dem Tassementstadium entstehen (meine Fig. 10—13). Grégoire selbst bildet in einer späteren Arbeit (Grégoire [15] Fig. 2) ein Telophasenstadium ab, das tatsächlich auf das Tassementstadium unmittelbar

folgt. Es zeigt aber auch schon alveolisierte Chromosomen, die von einander entfernt sind, aber keine Anastomosen besitzen. So widerspricht dieses Bild Grégoires seiner Erklärung der Anastomosenbildung.

Gegen den möglichen Einwand, es möchten die beginnenden zarten Anastomosen durch Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit zerstört worden sein, muß ich hervorheben, daß bei allen von mir gebrauchten Fixierungsflüssigkeiten die Chromosomen in den früheren Telophasenstadien dieselbe Unabhängigkeit von einander zeigten, und daß die Präparate sonst den Eindruck einer durchaus guten Konservierung machen. Auch waren die sehr feinen Strukturen im Chromosom selbst deutlich zu sehen [1]).

Lundegardh beurteilt den Unterschied zwischen den typischen Ruhekernen und den Telophasenkernen ebenso wie ich ihn oben dargestellt habe. Er beschreibt für den typischen Ruhekern eine Zusammensetzung aus einem »gleichförmigen Gerüst und unregelmäßig stark gefärbten Klumpen«, die in wechselnder Zahl auftreten. In der Wurzelspitze von *Allium* sieht er dagegen, wenn überhaupt dichtere Ansammsammlungen vorhanden sind, langgestreckte und häufig längsgespaltene Chromatinzüge (Fig. 1, 3). Er betont auch die Ähnlichkeit der Intermediärkerne, mit den Telophasen- und Prophasenkernen auch in lebenden Zellen. Die Interphasenkerne können offenbar ebensowohl der Prophase wie der Telophase angehören, echte Ruhekerne sind sie jedenfalls nicht [2]).

---

[1]) Nach Lundegardh (24) soll die Hermannsche Lösung, die Grégoire ausschließlich zur Fixierung seiner Präparate benutzte, Schwammgerüste künstlich hervorrufen. Man könnte vielleicht daran denken, daß durch diese Eigenschaft der Hermannschen Lösung die Anastomosen künstlich durch Auflockerung der Chromosomenränder erzeugt werden.

[2]) Lundegardh (24) ist durch den Vergleich der am frischen Objekt erhobenen Befunde mit den Resultaten verschiedener Fixierungen zu dem Ergebnis gekommen, daß die Fixierung in seinen Präparaten, selbst den besten »eine nicht unbedeutende Alteration« hervorgebracht habe.

Wenn Bonnevie (4) in der schon zitierten letzten Auseinandersetzung mit Vejdowsky auf Grund dieser Angabe Lundegardhs seine Präparate als unzulänglich bezeichnet und dadurch den Widerspruch zwischen ihren eignen Angaben und denen Lundegardhs zu ihren Gunsten entscheiden will, so hat sie die zitierte Äußerung Lundegardhs nicht richtig verstanden, denn diese besagt doch ganz allgemein, daß die wohl von allen Cytologen gehegten Bedenken gegen die Zuverlässigkeit unsrer recht groben Fixierungsmittel bei auf diesen Punkt gerichteten Erhebungen sehr berechtigt erscheinen. Die Angabe Lundegardhs betrifft also gerade so gut die Präparate Bonnevies wie seine eignen und kann daher nicht gegen die Zuverlässigkeit seiner Befunde verwendet werden.

9. Prophase.

Von den Intermediärkernen mit deutlich erhaltenen doppelfädigen Elementen der Telophase geschieht der Übergang in die Prophase auf kaum merkliche Weise. Es sind zunächst etwas mehr Doppelfädchen zu sehen, sonst sind noch reichlich Anastomosen vorhanden. Diese ganz frühen Prophasenkerne sind nur durch ihre äußere Form von den Intermediärkernen und den späten Telophasenkernen zu unterscheiden. Während die Telophasenkerne auf Längsschnitten eine polare Einbuchtung in dem ovalen Kern zeigten, sehen die Prophasenkerne gleichmäßig oval oder beinahe rund aus (Fig. 26, 28). Sonst ist die Ähnlichkeit dieser Anfangsstadien mit den Telophasenbildern so überaus groß, die gegenseitige Anordnung und der Verlauf der chromatischen Elemente so übereinstimmend, daß es kaum gewagt scheint, die Strukturen der Prophase auf diejenigen der Telophase direkt zu beziehen (vgl. Fig. 16, 17 mit 19, 20, 26). Die Weiterentwicklung der Prophase geht in der Weise vor sich, daß immer mehr Anastomosen zurückgezogen werden und dementsprechend erscheinen immer mehr doppelfädige Elemente, die unabhängig von einander das Kerninnere durchziehen (Fig. 26—28). In bezug auf die gegenseitige Anordnung der zu einem Paar gehörigen Fäden fällt auf, daß sie nun enger aneinander liegen, als in der Telophase (vgl. Fig. 12, 13 mit 27, 28). Sonst ist ihr gegenseitiges Verhalten unverändert geblieben. Bald laufen sie parallel neben einander, bald kreuzen sie sich einmal oder mehrfach, sodaß sie das Aussehen zweier umeinandergewundener Spiralen erhalten (Fig. 26 bis 28). Im Gegensatz zu den Interphasenkernen, die kein merkliches Wachstum gezeigt haben, werden die Prophasenkerne mit dem Fortschreiten der Entwicklung beträchtlich größer. Die Vergrößerung ist zunächst an der Entwicklung des Chromatins am auffallendsten. Die chromatischen Fädchen nehmen an Länge und Dicke zu (vgl. Fig. 26 mit 33). Dabei geht die Entwicklung in jedem Fädchen eines Paares mit gleicher Intensität vor sich. Die Dickenzunahme ist so beträchtlich, daß die schon von vornherein eng gewordene Längsspalte zwischen den chromatischen Fädchen oft ganz verdeckt wird (Fig. 31 u. 32). Dies ist ja auch zu erwarten, da die Dickenzunahme in beiden Fädchen gleichen Schritt hält und die Entfernung zwischen ihnen vom Anfang bis zum Schluß der Prophase, sogar bis in die Metaphase hinein nahezu konstant bleibt. Auch muß man bedenken, daß die relativ enger gewordene Spalte bei der geringsten Schiefstellung der dicken chromatischen Fäden von diesen sofort verdeckt wird, während bei einer weiteren Spalte mit dünneren Fäden es einer direkten Übereinanderlagerung der beiden Fädchen bedarf, um diese

Spalte zwischen ihnen unsichtbar zu machen. Auf Längsschnitten ist daher die Spalte (wie auch auf dickeren Schnitten) oft kaum oder nicht nachweisbar. Dagegen lassen die Querschnitte aller Prophasenstadien (Fig. 29—33) keinen Zweifel darüber, daß sie wirklich immer vorhanden ist. Besonders instruktiv sind in dieser Beziehung die Fig. 31 und 32. Hier zeigen oft nur die optischen Querschnitte der Chromosomen ihre Zusammensetzung aus zwei Elementen, während auf Längsschnitten die Chromosomen einheitlich erscheinen[1]).

Auch das Längenwachstum der Chromosomen geht sehr rasch vor sich. Bald sind die chromatischen Elemente gezwungen, ihren Weg im Zick-Zack durch die Kernvacuole zu nehmen. Ihre Anordnung scheint hauptsächlich von den Raumverhältnissen abhängig zu sein. In ovalen Kernen bilden sie in der Richtung der Längsachse langgezogene Schleifen, deren Umbiegungen in die Pole des Kernovoids zu liegen kommen. In Kernen von kreisförmigem Durchschnitt scheinen sie ganz regellos durcheinander zu liegen.

Im weiteren Verlaufe der Prophase machen die Chromosomen noch zweierlei Umwandlungen durch. Sie erfahren erstens eine innere Differenzierung. In der frühen Prophase erscheint jede Spalthälfte eines Chromosoms im optischen Querschnitt als ein Punkt (Fig. 27, vgl. auch Fig. 18). In den späteren Stadien läßt sich an ihr eine dunkel tingierte Oberflächenschicht und eine helle Innenzone unterscheiden (Fig. 29—33), eine Struktur, welche auch den Metaphasen- und Anaphasenchromosomen (s. oben) erhalten bleibt. Eine Chromosomenachse war auch hier nicht zu sehen. Hand in Hand mit dieser inneren Differenzierung geht zweitens eine Verkürzung und noch ausgesprochene Verdickung der chromatischen Elemente neben einer Ausgleichung ihrer Windungen (Fig. 29—35) vor sich[2]).

---

[1]) Fig. 34 zeigt ein Prophasenbild, einem Wurzelspitzenlängsschnitt entnommen. Es enthält den ganzen Kern. Die Mehrzahl der Chromosomen scheint hier einheitlich zu sein. Dies liegt eben daran, daß der Schnitt sehr dick ist. Die übereinander gelegenen Chromosomen verdecken die Längsspalte, die in jedem besteht. Es sind auch zufälligerweise keine Chromosomen quer getroffen, nur zwei, rechts gelegene Chromosomen zeigen beide Längshälften in weiter Spreizung, nur an den Enden zusammenhängend (ähnlich wie die unteren Chromosomen der Fig. 31). Daß jedes der hier befindlichen vier Stäbchen einer Chromosomenhälfte entspricht, und nicht etwa einem ganzen Chromosom, erweist sicher die geringere Dicke der chromatischen Elemente und deren Zählung, welche die Zahl 16 ergibt, was mit den sonstigen Befunden übereinstimmt.

[2]) Ob dieses Strecken der Chromosomen durch eine Imbibition derselben mit Kernsaft zu erklären ist, wie Bonnevie es annimmt, möchte ich nicht entscheiden.

Wenn dieser Zustand erreicht ist, erfahren die chromatischen Elemente keine Form- und Strukturveränderungen mehr. Es werden nur mehr ihre Spalthälften in der sofort folgenden Metaphase von einander entfernt. Wie Fig. 35 und 36 zeigen, sind 16 längsgespaltene Chromosomen vorhanden.

Die weiteren Veränderungen der Prophase beziehen sich nicht mehr auf die Chromosomen. Sie bestehen darin, daß die Kernmembran schwindet, die Spindelfasern eindringen und die Chromosomen in die Äquatorialplatte einrücken. Die Auflösung der Kernmembran erfolgt, wie Fig. 35 und 36 zeigen, sehr langsam. Bilder, welche die Membran auf der einen Seite noch erhalten zeigen, während auf der andern schon die Spindelfasern eingetreten sind, habe ich sehr oft angetroffen und auf das zeitliche Hinziehen dieses Prozesses bezieht sich mit großer Wahrscheinlichkeit das in dem Abschnitt Metaphase (Fig. 1) beschriebene Aussehen der meisten Äquatorialplatten. Diejenigen Chromosomen, über denen die Kernmembran am längsten stehen geblieben war, werden sich eben noch in der Prophasenstellung befinden (vgl. Fig. 1 unten mit Fig. 35), während die andern vielleicht schon in die Anaphase übergegangen sind (Fig. 1 links).

10. Diskussion der Prophasenstrukturen.

Das Prophasenstadium wurde bis jetzt als das wichtigste im Cyklus der Teilungsstadien betrachtet. An dieses sollte das Wesentliche der Teilung selbst gebunden sein: Nämlich die genaue Verteilung des Mutterchromatins auf die Tochterchromosomen der nächsten Zellgeneration. Dementsprechend wurde die Prophase auch genauer studiert, als die andern Stadien. In der Art, wie die Halbierung des Chromatins vor sich gehen sollte, sind die Auffassungen der Autoren sehr verschieden.

Nach Bonnevies (1) Beschreibung sollen in der Prophase drei Prozesse hinter einander stattfinden. An den einheitlichen Fäden der frühen Prophase soll nach Bonnevie eine Spaltung erfolgen. Die ursprüngliche Einheit der Prophasenfäden ist für Bonnevie von größter Bedeutung. Sie steht eben im prinzipiellen Gegensatz zu den doppelfädigen Prophasenstadien der ersten Reifungsteilung und bildet eines von den beiden Unterscheidungsmerkmalen zwischen den somatischen und den Reifungsmitosen. Hierzu ist zu bemerken, daß nach meinen Befunden kein Zweifel bestehen kann, daß zu Beginn der Prophase bereits Doppelfäden vorhanden sind.

Dann läßt Bonnevie, wie bei der Besprechung ihrer Befunde dargelegt wurde, die gespaltenen Fäden sich wieder vereinigen, dann schließlich nochmals teilen, wobei sie nicht feststellen kann, ob die neuen Spalt-

hälften identisch sind mit den durch die erste Spaltung entstandenen. Auch dieser Vorstellung Bonnevies muß ich widersprechen. Ich finde während der ganzen Prophase den Spalt erhalten. Auch Bonnevies Bilder, Fig. 69 und 70, sprechen für meine Ansicht, denn sie gleichen völlig den meinigen und zeigen auf den Querschnitten, die für die Beurteilung allein maßgebend sind, ebenfalls deutlich den Doppelbau. Damit kommen wir über die von Bonnevie geschaffenen Schwierigkeiten, welche die Beziehung der frühen Prophasen-Längsspalte zum definitiven Teilungsplan der Chromosomen betreffen, in einfacher Weise hinweg.

Grégoire (15) beschreibt die Chromatinstrukturen der frühen Prophase ebenso wie Bonnevie als einheitliche, d. h. nicht längsgespaltene Elemente. Jedes derselben bietet nach seiner Darstellung das Aussehen eines Telophasenchromosoms dar und besteht also wie jenes aus einem Chromatinnetz. Ein Vergleich aber der diesbezüglichen Figuren Grégoires mit den meinigen zeigt, daß die große Mehrzahl von ihnen, z. B. Fig. 9, 10, 11, 14, ebenso wie die meinigen, Prophasenchromosomen aufweisen, die ganz deutlich aus Doppelfäden oder Doppelspiralen bestehen. Es ist daher gerechtfertigt, zu erklären, daß der Unterschied zwischen meiner Auffassung und der Grégoires nur auf der verschiedenen Deutung sich ganz genau entsprechender Beobachtungen beruht. Meine Auffassung aber von der Doppelfädigkeit der Prophasen- wie auch der Telophasenchromosomen ergibt sich so ungezwungen bei der genauen Analyse dieser chromatischen Strukturen, daß ich sie unbedingt aufrecht erhalten muß. Was die späte Prophase betrifft, in der nach Grégoire einheitliche Chromosomen vorliegen sollen, so wird diese durch eine einzige, in der Fig. 19 abgebildete Zelle demonstriert. Es handelt sich hier um einen Anschnitt eines Prophasenkerns, welcher sieben Chromosomen enthält. Von diesen sind drei gegen den Beschauer zu abgebogen und die optischen Querschnitte, die dadurch zur Anschauung kommen, zeigen eine deutliche Einschnürung der Kontur, die entsprechend unseren deutlicheren Bildern (Fig. 32, 33) nur als Ausdruck der Duplizität der Chromosomen zu betrachten sind. Daher scheint mir diese Figur Grégoires keine Begründung seiner Auffassung zu liefern, sondern viel mehr dafür zu sprechen, daß die Chromosomen während der ganzen Prophase den von mir beschriebenen Doppelbau besitzen.

Was den Vorgang der Homogenisierung, den die Chromatinstrukturen bei ihren Umwandlungen aus Chromatinnetzen in definitive Chromosomen erfahren sollen, betrifft, so würde er nach Grégoires Darstellung auf zwei Wegen zustande kommen. Erstens durch Zusammenschieben und Aneinanderpressen der Lamellen des alveolisierten Prophasen-

chromosoms, bis eine vollständige Obliteration der Alveolen und somit ein homogenes Aussehen des Chromosoms erlangt wird, oder, zweitens, durch ein Hinfließen der halbflüssigen chromatischen Substanz von dünneren Lamellen zu den dickeren, was den Chromosomen das Aussehen eines dünnen, in Zick-Zack verlaufenden Fadens verleiht.

Das Gezwungene dieser Annahme ist klar, denn ist das Chromatin in diesen Prophasenstadien wirklich noch so flüssig, wie GRÉGOIRE es annimmt, dann wäre logisch zu erwarten, daß beim Zusammenfließen Ballen von chromatischer Substanz entstehen werden und nicht ein langer dünner Faden! Bezüglich der ersten Art der Entstehung von homogenen Chromosomen durch Konzentration der auf Lamellen verteilten chromatischen Substanz muß man sagen, daß sie notwendigerweise eine starke Verkürzung der chromatischen Streifen im Laufe der Prophase hervorrufen würde. Nun tritt aber eine solche erst ganz am Schluß der Prophase schon in fertigen homogenen Chromosomen auf. Im Beginn der Prophase erfolgt im Gegenteil ein ganz gewaltiges Längenwachstum der chromatischen Fäden. Was besonders auf dicken Schnitten, an den vielfachen Windungen und Umbiegungen der Fäden klar zutage tritt. Somit sind die beiden Erklärungsversuche GRÉGOIRES der von ihm richtig beobachteten und gezeichneten Prophasenbilder als durchaus unzutreffend zu bezeichnen[1]).

Der Mechanismus der Längsteilung soll nach GRÉGOIRE auf der Entstehung einer axialen Vacuolenreihe beruhen (GRÉGOIRE und WYGAERTS [13], Fig. 19, GRÉGOIRE [15], Fig. 17, 18). Die Möglichkeit dieser Art der Chromatinzweiteilung habe ich bei der Besprechung des Entstehens

---

[1]) Ich möchte noch auf die Benennung, die GRÉGOIRE zur Beschreibung der Chromatinstrukturen gebraucht, eingehen. Wenn er nämlich in der Prophase die in Bildung begriffenen Chromosomen als Chromatin*streifen* und die fertigen Chromosomen der späten Prophase als Chromatin*bänder* (bande, ruban) bezeichnet, so erweckt er die Vorstellung, als ob diese Gebilde flach abgeplattet wären, wie er sie auch in der Tat meistens abbildet. In Wirklichkeit aber, wie die optischen Querschnitte derselben beweisen, sind es zuerst Fäden mit rundlichem Querschnitt und nachher Röhren, wenn man zum Zwecke der räumlichen Vorstellung diese Vergleiche heranziehen will. Dieser Irrtum erklärt sich dadurch, daß GRÉGOIRE nur Telophasenchromosomen auf dem Querschnitt richtig abgebildet (Fig. 12) und beschrieben, die andern Stadien aber nur auf Längsschnitten dargestellt hat.

Dann kann ich auch nicht die Vermutung unterdrücken, daß GRÉGOIRES (15) Fig. 10, die nach ihm eine Prophase repräsentieren soll, in Wirklichkeit eine Telophase ist. Wenigstens ist sowohl die Form des Kernes, wie die Anordnung der chromatischen Strukturen außerordentlich ähnlich den Bildern, die ich (Fig. 12, 13, 14, 15) und auch andre *Allium*-Untersucher, wie z. B. LUNDEGARDH (23), BONNEVIE (1) und DEHORNE (7) als Telophase abgebildet und beschrieben haben.

der telophasischen Fäden neben einer andern in Betracht kommenden bereits erwogen (s. Anm. S. 355).

Ich möchte noch auf Müllers (29) Anschauungen über die Chromosomenteilung näher eingehen, denn obwohl sie auf Grund der Untersuchungen an einem andern Objekt (*Najas marina*) gewonnen worden sind, enthalten sie eine Kritik der Lundegardhschen Feststellungen über die Zweiteilung des Chromatins in der Telophase. Müller nimmt an, die Chromosomenteilung erfolge erst in der Prophase, auf eine sehr komplizierte Weise, die ich hier nicht berücksichtigen kann. Jedenfalls bilden die Voraussetzung zu dieser Annahme einheitliche Chromosomen in der frühen Prophase. Dabei aber bildet der Autor in Fig. 2, 3 und 4, welche die beginnende Prophase repräsentieren, deutlich doppelwertige Elemente ab, die noch dazu im wesentlichen, die Duplizität des Baues betreffenden Momente eine auffallende Ähnlichkeit mit seinen Fig. 11 und 12 haben, welch letztere nach seiner eigenen Auffassung die in der späten Prophase stattfindende Längsspaltung illustrieren sollen.

Was die Kritik der Lundegardhschen Auffassung betrifft, so gibt Müller zu bedenken, daß die »kurze Dauer der Telophase« »wohl nur eine gröbere Zweiteilung der Chromosomen gestatten würde«, und daß »der langwierige Prozeß in der Prophase und die minutiösen Vorgänge der Chromosomenspaltung« (sc. in der Prophase) »keine entsprechenden Seitenstücke« in der Telophase haben. »Außerdem«, sagt Müller, »muß man die Frage aufwerfen, welche Bedeutung jener sorgfältigen schrittweisen Entwicklung der Chromosomen bei Beginn der Teilung dann zukäme, wenn ihre Spaltung bereits in der vorausgehenden Telophase stattgefunden hätte. Ferner tritt ja stets zwischen zwei Teilungen eine weitgehende Zerkleinerung der Kernsubstanz ein, die Lundegardhs Annahme noch unverständlicher macht«.

Was die beiden letzten Einwände betrifft, so hat es wohl keinen Zweck, sie zu diskutieren, denn es kommt nur auf die tatsächlichen Beobachtungen an und nicht darauf, ob wir ihnen einen Zweck zuerkennen können oder nicht. Im übrigen konnte ich eben so wenig wie Lundegardh von jener auf die Chromosomenspaltung hinzielenden »sorgfältigen schrittweisen Entwicklung« in der Prophase etwas bemerken, so daß bei *Allium* wenigstens eine in der vorausgehenden Telophase stattfindende Chromosomenspaltung nicht a priori als überflüssig zu bezeichnen ist. Auch findet, wie oben dargelegt wurde, in den Intermediärkernen gar keine »weitgehende Zerkleinerung der Kernsubstanz« statt, sondern es werden hier die telophasischen Chromatinstrukturen direkt in die Prophase übergeführt.

Die »kurze Dauer« der Telophase gegenüber der Prophase ist nicht erwiesen. Es läßt sich im Gegenteil aus der Tatsache, daß man in Schnitten durch die Wurzelspitze von *Allium* in der Regel mehr Telophasen als Prophasenstadien begegnet (ungefähr in dem Verhältnis von 3: 2) folgern, daß die Telophase längere Zeit hindurch besteht, als die Prophase. Wenn man ferner die Telophasenstrukturen genauer analysiert, so erkennt man, daß auch sie recht abwechslungsreich und kompliziert sind und daß also nicht einzusehen wäre, warum hier nicht ebensogut wie in der Prophase eine Verteilung des Chromatins auf zwei Fäden stattfinden könnte.

Auf Grund dieser seiner recht wenig gründlichen Widerlegung glaubt Müller sagen zu dürfen, daß Lundegardhs Theorie von der Zweiteilung des Chromatins in der Telophase auf sehr schwachen Füßen steht, so lange dieser Autor keine seine Anschauungen von der Duplizität der Telophasenchromosomen beweisenden Bilder bringt. Nun finden sich aber in Lundegardhs vorläufiger Mitteilung bereits einige Beweisstücke dieser Art; in seinen Figuren 2e, d, 9, 10a und besonders 10b. In seiner letzten ausführlichen Arbeit, die Müller noch nicht bekannt sein konnte, finden sich ganz eindeutige, hier in Betracht kommende Bilder in großer Anzahl.

Um nun das Resultat meiner Prophasenbefunde unter Berücksichtigung der gegenteiligen Anschauungen kurz zusammenzufassen, will ich nochmal sagen, daß ich mit Lundegardh und Dehorne entschieden für eine Doppelwertigkeit der chromatischen Strukturen in der Prophase und zwar von Anfang an bis zum Schlusse und für einen Zusammenhang dieser Strukturen mit den Telophasenstrukturen eintreten muß.

c) Die Zahl der Chromosomen bei Allium cepa.

Bevor ich zu einer zusammenfassenden Darstellung meiner Befunde übergehe, möchte ich noch auf zwei Tatsachen hinweisen, die ich an den Wurzelspitzen von *Allium cepa* habe feststellen können. Die erste bezieht sich auf die Feststellung der specifischen Zahl der Chromosomen bei *Allium cepa*. Mit fast allen Autoren, die *Allium* untersucht haben (z. B. Mottier [28], Grégoire [15], Lundegardh [23, 24], Dehorne [7]), nehme ich als specifische Chromosomenzahl 16 an. Es ist die kleinste Anzahl der Chromosomen, die man im Laufe der Teilungen findet. Sie wurde von mir an den Anaphasenbildern festgestellt. In der späteren Prophase (Fig. 35, 36) und Metaphase (Fig. 1, 2) sind die 16 Chromosomen längsgespalten, in der Anaphase (Fig. 3 und 5) einheitlich. In der späten Telophase und in der frühen Prophase sind den beschriebenen Verhältnissen gemäß keine einwandfreien Zählungen möglich.

Ich würde auch die Frage der Chromosomenzahl nicht näher berücksichtigen, da ich in dieser Hinsicht zu keinem andern Resultate gekommen bin, wie fast alle *Allium*-Untersucher, wenn nicht in den Arbeiten von Bonnevie (1) und Merriman (26) ganz andre, viel höhere Werte angegeben wären. Auch in ihrer neueren Arbeit im Jahre 1911 besteht Bonnevie auf ihren früheren Befunden. Bonnevie zählt in der Anaphase bis 24 Chromosomen. Merriman betrachtet die Chromosomenzahl als variabel, zwischen den Werten 10—38! Und beide machen auf überaus große Schwierigkeiten, die bei der Zählung der Chromosomen zu überwinden sind, aufmerksam. Sowohl die Ungenauigkeit der Zählungen, wie auch die Schwierigkeiten, die sie bereiten, scheinen mir aber leicht erklärlich durch den Umstand, daß in beiden Arbeiten sehr dünne Schnitte (Bonnevie 2—5 μ) benutzt wurden. Es mußten die Zahlen der Chromosomen aus mehreren Schnitten zusammenkombiniert werden, wobei leicht manche Chromosomenanschnitte als selbständige Chromosomen mit in die Rechnung gezogen werden. Ich habe neben ebenso dünnen Schnitten von 3—5 μ auch solche von 25—30 μ gemacht; diese letzten enthalten die Zelle ganz und erlauben wirklich einwandfreie Feststellungen. Die Fig. 37 enthält sogar zwei Tochterzellen übereinander. In jeder von ihnen lassen sich zweifellos 16 Chromosomen feststellen. In einzelnen Fällen habe ich 18 Chromosomen zählen können. Es könnte sich aber dabei um segmentierte Chromosomen (s. S. 352) handeln. Dieser letzte Umstand, die Segmentierung der Chromosomen, scheint meiner Ansicht nach eine große Fehlerquelle bei Merrimans Zählungen gewesen zu sein. Auf die Quersegmentierung der Chromosomen haben auch Grégoire (15) und Lundegardh (23) hingewiesen. Ich glaube, sie wird oft durch nicht ganz einwandfreie Fixierungen verursacht. Wenigstens fand ich sie meistens in den Zellen, die am Rande der nicht ganz gelungenen Präparate sich befanden (Fig. 2); vielleicht entsteht sie durch zu brüske Wirkung des Fixierungsmittels.

d) Der Chromatinknoten Bonnevies.

Die zweite Frage, die ich hier noch berühren möchte, betrifft ein Gebilde, das Bonnevie als »Chromatinknoten« bezeichnet hat. Es ist das nach ihrer Auffassung eine Anhäufung von chromatischer Substanz, die mit dem von Jansens nach dem Vorschlag von Eisen so genannten »Chromoplast« in den Geschlechtszellen von *Batrachoceps* identisch ist. Bonnevie beschreibt diese Bildung in den Wandzellen der Pollensäcke von *Allium cepa*, also in somatischen Zellen und in den Pollenzellen selbst. Der Knoten soll in der Telophase dadurch entstehen, »daß die Bügel der

Chromosomenschleifen zu einer kompakten Masse zusammentreten«. Auch weiterhin würden die Chromosomen noch Substanz an den Knoten abgeben, denn Bonnevie sagt, »die relativ großen V-förmigen Tochterchromosomen der Telophase werden zu dünnen Spiralfäden verjüngt, während die von jedem derselben abgegebene Substanz gegen ihre winkelig abgebogene Mitte hinströmt, um in den hier gebildeten Chromatinknoten abgelagert zu werden«. Dann ist die V-Form jedes einzelnen Chromosoms verborgen, so daß die freien Enden derselben vom Rande des »Chromatinknotens« auszustrahlen scheinen. In dem Ruhekern bleibt der Chromatinknoten erhalten und behält seine oberflächliche Lage. In der Prophase löst er sich allmählich wieder auf; ob und in wie weit dabei seine Substanz zur Neubildung der Prophasenchromosomen verwendet wird, geht aus Bonnevies Darstellung nicht klar hervor. Sie erklärt eine solche Verwendung für wahrscheinlich ([3], S. 222), sagt aber gleich darauf, daß ein Rückströmen der Chromatinknotensubstanz in die Chromosomen nicht stattfinde und daß (S. 223) ein solcher Vorgang auch nicht notwendig sei, da der Chromatinknoten sich in andern Zellen (in der Wurzelspitze z. B.) nicht findet.

Mit Rücksicht auf die Möglichkeit eines Zusammenhangs des Chromatinknotens mit der Chromosomengenese habe ich diese Bildung allerdings nicht in den Pollensackwandzellen, sondern in den Wurzelspitzenzellen besonders beachtet. Daß in diesen ein Chromatinknoten vorkomme, stellt Bonnevie allerdings in Abrede. Ich finde aber hier eine Bildung, die in jeder Hinsicht der Beschreibung und den Abbildungen, die Bonnevie von dem Chromatinknoten gibt, entspricht.

Es schien mir vor allem notwendig, die Frage zu erledigen, ob es sich bei dieser Bildung wirklich um eine Anhäufung chromatischer Substanz oder vielleicht um einen echten Nucleolus handle. Bonnevie begnügt sich in dieser Hinsicht mit der Aufstellung eines Merkmals der äußern Form. Sie sagt, daß die echten Nucleolen eine glatte, abgerundete Oberfläche haben und von den chromatischen Strukturen des Kerns unabhängig seien, während der Chromatinknoten eine zackige Oberfläche besitze, von welcher die Chromatinfäden in mehr oder weniger deutlicher radiärer Anordnung ausstrahlen. Dieses Kriterium erschien mir ungenügend. Ich habe deshalb die specifische Nucleolenfärbung angewandt, und zwar nach der Methode von Montgomery und von Obst. Hierdurch kam ich zu dem überraschenden Resultat, daß das fragliche Gebilde ein echter Nucleolus ist (Fig. 39—42). Es färbt sich ebenso, wie die neben ihm vorhandenen Nucleolen intensiv mit Eosin (Montgomery), während die chromatischen Strukturen entweder als Fäden oder als fertige Chro-

mosomen die dunkelblaue Farbe des Hämatoxylins festhalten. Durch diesen Farbengegensatz kam die vollständige Unabhängigkeit der chromatischen Elemente von den fraglichen Gebilden klar zutage. Schon die von Bonnevie angegebene Entstehungsweise dieses Gebildes ergibt sich als unrichtig. Wie die Telophasenfigur 39a zeigt, kann das Zusammentreten der Telophasenchromosomen zur Bildung eines Chromatinknotens durch einen Nucleolus vorgetäuscht werden (vgl. Fig. 39a mit b). Auch die oberflächliche Lage, die ihm von Bonnevie zugeschrieben wird, hat sich bei Anwendung der Nucleolfärbung als eine mehr im Kerninnern lokalisierte erwiesen. In Fig. 39a bis 42a sieht man die chromatischen Strukturen sowohl über dem Nucleolus wie unter ihm durchziehen.

Um dem Einwand zu begegnen, daß man vielleicht in diesen Fällen den Nucleolus als solchen und die Unabhängigkeit der Chromatinstrukturen von ihm auch ohne specifische Färbung erkannt hätte, d. h. ohne daß sie erst durch den Farbengegensatz deutlich gemacht wurden, habe ich in der Anwendung des monochromatischen Lichtes[1]) ein Mittel gebraucht, das diesen Farbenunterschied aufhebt und auf diese Weise der Zelle das Aussehen einer mit irgend einem Kern-Farbstoff tingierten verleiht. Wie es zu erwarten war, bekamen die Zellen mit den fraglichen Körpern, sobald ich sie in das monochromatische Licht brachte, genau das Aussehen, wie es Bonnevie beschrieben und abgebildet hatte. Die chromatischen Fädchen und die Chromosomenschleifen (Fig. 39b—42b) schienen tatsächlich von einem in ihrer Mitte gelegenen und genau gleichgefärbten Körper auszustrahlen. Wahrscheinlich durch rein optisches Phänomen erscheint der Rand des Nucleolus an den Stellen, wo er von chromatischen Fäden gekreuzt wird, zackig ausgezogen. Das ist der Fall gewesen sowohl bei Untersuchung im gewöhnlichen Licht wie bei der im monochromatischen. Es ist auch auf meinen Bildern möglichst genau wiedergegeben.

Die Bilderreihe (Fig. 39—42, a und b) entstand so, daß ich jede Zelle zunächst in gemischtem Licht einer gewöhnlichen Mikroskopierlampe und nachher dieselbe Zelle ohne irgend etwas an der Einstellung oder Vergrößerung zu ändern, im monochromatischen Licht jedesmal mit dem Zeichenapparat aufzeichnete. Diese Bilder zeigen mit zweifelloser Klarheit für die so geprüften Fälle, daß der Chromatinknoten als echter Nucleolus zu betrachten ist.

Wie sich die Sache in andern von mir nicht untersuchten Fällen ähnlicher Art verhält und wie die Befunde Janssens zu beurteilen sind, vermag ich natürlich nicht zu sagen. Es scheint jedenfalls zweckmäßig,

[1]) Ich benutzte die Quecksilberquarzlampe von Zeiss und den von Köhler berechneten Filter.

um zu wirklich einwandfreien Feststellungen über die Beziehungen zwischen Chromosomen und Nucleolen oder ähnlichen Gebilden zu kommen, eine specifische Nucleolenfärbung vorzunehmen. Sowohl Bonnevie (3) wie Janssens (21) haben aber ausschließlich Kernfarbstoffe gebraucht, die ja vom Nucleolus und vom Chromatin in gleicher Weise festgehalten werden.

Auffallend ist es, daß das Centrum, von dem aus die Chromatinfädchen ausstrahlen (Fig. 39—42), sich doch genau über dem Nucleolus zu befinden scheint. Ob man diese Beobachtung mit einer näheren Beziehung des Nucleolus zu den Chromosomen in Zusammenhang bringen soll, oder mit seiner von Janssens beschriebenen Entstehungsweise (auf dem Wege gewissermaßen einer Exsudation aus der chromatischen Substanz) erklären kann, möchte ich vorderhand nicht entscheiden. Identisch ist die Substanz des Nucleolus mit dem Chromatin der fertigen Chromosomen jedenfalls nicht, wie sein färberisches Verhalten zeigt. Auch steht er schon in der frühesten Prophase in keinem direkten Zusammenhang mit den Doppelstrukturen der chromatischen Substanz.

Es ist mir beim Durchschauen der auf Nucleolen specifisch gefärbten Präparate aufgefallen, daß man manchmal in der Metaphase (Fig. 43) und in der Anaphase (Fig. 44) noch Nucleolen findet, im Gegensatz zu der allgemeinen Annahme, daß die Nucleolen in der späten Prophase verschwinden, um erst in der späten Telophase wieder aufzutreten. Genau dasselbe Verhalten des Nucleolus hat auch Rosen (zit. nach Heidenhain [17]) in den Wurzelspitzen von *Phaseolus vulgaris* beschrieben. Ich möchte noch darauf hinweisen, daß bei nicht specifischer Nucleolenfärbung man den Nucleolus in den Fig. 43b, 44b sicher für einen Chromosomenanschnitt oder -querschnitt halten würde, wie er auch auf dem Parallelbild im monochromatischen Licht tatsächlich aussieht (Fig. 43b, 44b). Ich möchte aber auf die Nucleolenfrage nicht weiter eingehen, sie befand sich ursprünglich nicht in dem Plan meiner Arbeit, auch bietet sie zuviel Schwierigkeiten und hat eine zu wichtige Bedeutung, als daß man sie nebenbei behandeln könnte.

e) Zusammenfassung der Befunde.

1. In dem Stadium der Metaphase sind alle Chromosomen längsgespalten, jedes besteht also aus zwei superponierten Stäbchen, welche auf dem optischen Querschnitt eine Differenzierung in eine helle Innenzone und eine dunkle, ringförmige Außenschicht zeigen.

2. In der Anaphase sind die Chromosomen einheitlich. Jedes bietet genau das Aussehen einer Spalthälfte der Metaphasenchromosomen.

3. In der späten Anaphase verändert sich das Querschnittsbild der Chromosomen. Die früher ringförmige dunkle Außenzone wird polygonal. Das ist die erste Andeutung der Umlagerungen der chromatischen Substanz.

4. In dem »Tassement polaire«-Stadium lassen sich wegen der hier eintretenden starken Kontraktion der Chromosomen diese Änderungen nicht weiter verfolgen.

5. In der Telophase sieht man, daß die in der Anaphase einsetzenden Umlagerungen der chromatischen Substanz zu einer Verteilung derselben auf zwei Fäden geführt hat. Die Fäden laufen parallel, bald umeinander gewunden, bald sind sie durch Anastomosen verbunden.

6. Der Ruhekern hat eine Netzstruktur, die je nach den verschiedenen Geweben der Wurzelspitze etwas variierendes Aussehen hat. Im Meristem wird diese Struktur fast nie vollkommen angenommen, vielmehr bleiben hier die doppelfädigen Telophasenchromosomen stets deutlich verfolgbar und gehen in die folgende Prophase über (Intermediärkerne).

7. Die Anastomosen entstehen aktiv durch Verschiebungen der chromatischen Substanz, nicht aber passiv bei Auseinanderweichen der Telophasenchromosomen nach dem Tassementstadium (Grégoire).

8. Die Einleitung der Prophase äußert sich darin, daß die Anastomosen zurückgebildet werden und im Kerninnern ausschließlich Doppelfädchen wieder erscheinen.

9. Durch die ganze Prophase hindurch bleiben die chromatischen Elemente doppelt. Die zusammengehörigen Schwesterfäden zeigen in jeder Entwicklungsphase ein völlig symmetrisches Verhalten und bilden sich zu den Spalthälften der Metaphasenchromosomen um.

10. Die Zahl der Chromosomen ist in *Allium*-Zellen 16, längsgespalten in der Metaphase, einheitlich in der Anaphase.

11. Der von Bonnevie in den Wandzellen der Pollensäcke gefundene Chromatinknoten findet sich auch in den Wurzelspitzen von *Allium*. Er erweist sich nach specifischer Färbung als echter Nucleolus, über und unter welchem die chromatischen Elemente hinwegziehen, ohne in ihn einzugehen.

12. Im Gegensatz zu Schaffners Angaben (33) möchte ich noch bemerken, daß ich nie ein Centrosom bei den *Allium*-Teilungen habe auftreten sehen.

III. Stellungnahme zu Bonnevies Angaben in bezug auf somatische Zellen.

Wie schon aus dieser Zusammenstellung hervorgeht, widersprechen meine Untersuchungen an *Allium* den Bonnevieschen Angaben in mehrfacher Hinsicht.

1. Ihre Theorie der Chromosomengenese scheint auf einer Vereinfachung und Schematisierung der ihr vorgelegenen Bilder (insbesondere der Telophasenstadien, die den Ausgang ihrer Theorie bilden) zu beruhen. Näheres für jedes einzelne Stadium ist an entsprechenden Stellen ausdrücklich dargelegt worden. Zu ihren theoretischen Ausführungen über die Chromosomenkontinuität stehen dagegen meine Befunde in keinem Widerspruch. Wie aus den Umwandlungen des Chromatins in der Telophase hervorgeht, repräsentiert jeder von den zwei aus einem Chromosom entstehenden Fäden wahrscheinlich schon das Chromosom der nächsten Zellgeneration. In den Intermediärkernen der meristematischen Zone läßt sich dieser Zusammenhang in dem nicht ganz zur Ausbildung kommenden Ruhenetz direkt verfolgen. Als allgemein gültig für die Theorie der Chromosomenindividualität (vielleicht besser Chromosomenkontinuität) lassen sich diese Befunde nur dann betrachten, wenn man es überhaupt für zulässig hält, von diesen für die Untersuchung besonders günstigen Fällen auch auf diejenigen zu schließen, wo das besser ausgebildete Kernnetz die individuellen Fädchen nicht mehr erkennen läßt.

2. Gegenüber der Angabe Bonnevies über den Bau und den Teilungsmechanismus der Chromosomen muß ich mich gleichfalls ablehnend verhalten. Wie es aus meiner Beschreibung der optischen Querschnittsbilder hervorgeht, vermochte ich in keinem Stadium der Chromosomenentwicklung eine Chromosomenachse zu unterscheiden. Ich muß hinzufügen, daß zu demselben negativen Resultat auch andere Untersucher gekommen sind, auch solche, die auf diesen Punkt speziell geachtet haben. Lundegardh (23) schreibt z. B. in seiner vorläufigen Mitteilung, er könne die Angaben Bonnevies über die Teilungsstrukturen der Chromosomen nicht bestätigen. Vejdovsky (36) stellt sie für die *Ascaris*-Chromosomen auch in Abrede, allerdings gibt er an, seine Präparate wären weniger dazu geeignet, so feine Gebilde zu studieren: er konnte am Chromosomenquerschnitt nicht einmal zwei verschieden färbbare Substanzen unterscheiden. Auch hat er eine schwächere Vergrößerung (Oc. 8) gebraucht als die, mit der Bonnevie gearbeitet hat (Oc. 12). C. Schneider (34), der die Chromosomen an den Epidermiszellen der Salamanderlarve studiert hat, sagt, er hätte »von solchem Achsenfaden beim Salamander nie die Spur wahrgenommen«, dabei hat er 2—3 μ dünne Schnitte, die anscheinend sehr gut gelungenen Präparaten entnommen waren, untersucht. Neben diesen Forschern könnte ich auch alle andern bereits zitierten nennen, denn vor Bonnevie hat keiner eine Chromosomenachse oder entsprechende Gebilde am Chromosomenquerschnitt beschrieben. Aber gerade die negativen Resultate der besonders genannten Autoren erscheinen mir bewei-

send, denn bei der Feinheit dieser Struktur wäre es nicht unmöglich, daß sie vor Bonnevies Mitteilung unbeachtet geblieben wäre. Die zitierten Forscher aber, veranlaßt durch die Bonnevieschen Angaben, haben speziell darauf geachtet und konnten trotzdem die Existenz einer Chromosomenachse nicht bestätigen.

In ihrer letzten Arbeit (1913) kommt Bonnevie wieder auf die Frage der Chromosomenachse zurück. Sie bestätigt wiederum ihre vorherigen Befunde, indessen wie auch in der Frage nach der Entstehung der Chromosomen als einzelne Spiralen nicht mehr so entschieden wie bisher. Sie gibt zu, in den früheren Veröffentlichungen auf den Querschnittsbildern der Chromosomen den Achsenquerschnitt zu groß angegeben zu haben. Ebenso drückt sie sich jetzt vorsichtiger aus über die Bedeutung der Achse, worüber sie früher ganz positive Angaben gemacht hat.

Wichtig erscheint mir auch die Tatsache, daß noch andere Gründe entschieden gegen das Vorkommen eines solchen Teilungsorgans der Chromosomen sprechen. Nach Bonnevies ursprünglicher Auffassung liegt die Bedeutung der Chromosomenachse in der Herbeiführung der Chromosomenteilung. Nun zeigen aber meine Befunde neben denen von Lundegardh, daß eine solche unmöglich und unnötig ist. Sie hätte zur Voraussetzung ein vorher ungespaltenes Chromosom. Ein solches aber, an dem die Teilung noch zu erfolgen hätte, kann in der Prophase nicht existieren, da ja die chromatischen Elemente schon doppelwertig in die Prophase eintreten, um sich hier zu den Spalthälften der Metaphasenchromosomen zu entwickeln, die in der Metaphase von einander entfernt werden. In diesem Entwicklungsgang, welcher die ganze Prophase ausfüllt und deren Bedeutung er ausmacht, kann somit kein Teilungsprozeß enthalten sein. Die Zweiteilung des Chromatins findet statt in der Telopase und die dort entstandenen Doppelelemente werden als paarige Chromatinfädchen der Prophase überliefert. Die Bedeutung der Prophase liegt lediglich in der Ausbildung dieser Fädchen zu definitiven Chromosomen. Auf diese Art der Chromosomengenese möchte ich jetzt etwas näher eingehen.

IV. Die telophasischen und prophasischen Doppelstrukturen und ihre Bedeutung.

Das Vorkommen von Doppelstrukturen außer in der späten Prophase und Metaphase, wo sie als selbstverständlich und naturgemäß erscheinen, ist schon vielfach beschrieben worden. Zunächst erwähne ich nur diejenigen Arbeiten, in denen die Längsspalte in der sehr frühen Prophase festgestellt wurde. Schon Flemming (10) hat das Auftreten einer

biserialen Anordnung des Chromatins im feinfädigen Knäuel und das Erscheinen einer Längsspalte in der Prophase angegeben. Meves (27) sagt, daß »die sich anlegenden Chromosomen von vornherein doppelt sind«. Dies ist sowohl bei der Mitose der Spermatocyten und Ovocyten wie bei derjenigen der somatischen Zellen der Fall. Bei pflanzlichen Objekten hat Overton (32) auch an somatischen Zellen in Ruhekernen »Prochromosomen« beschrieben, die in Paaren angeordnet sind (bei *Thalictrum purpurascens* und *Calycanthus floridus*). Sykes (35) hat Prochromosomen in Ruhekernen und Doppelstrukturen in der sehr frühen Prophase der somatischen Zellen (bei *Funkia*) beschrieben und abgebildet. Die beiden letztgenannten Autoren möchte ich von den vielen andern, die auch Doppelstrukturen in Ruhekernen und in der frühen Prophase beschrieben haben, besonders hervorheben, weil sie an die von ihnen festgestellten Tatsachen des Doppelbaues der Chromatinstrukturen in diesen Stadien theoretische Betrachtungen anknüpfen: Sie fassen sie als Beweis für das Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Elemente auf. Diese theoretischen Deutungen scheinen mir aber ungenügend begründet zu sein. Sie fußen auf dem Doppelbau der Chromatinstrukturen in der Prophase und im Ruhekern, ohne deren Entstehungsweise in Betracht zu ziehen. Wie aber aus meinen Untersuchungen insbesondere an den Intermediärkernen hervorgeht, werden die Doppelstrukturen des Ruhekerns und der Prophase diesen Stadien bereits überliefert, von dem Telophasenstadium aus, wo sie durch Teilung eines einheitlichen Chromosoms entstehen, denn in der vorausgehenden Metaphase und Anaphase sind die Chromosomen noch vollständig einheitlich gebaut. Dies ist auch noch zu Beginn der Telophase der Fall, allerdings mit dem Unterschied, daß die Verteilung des Chromatins auf dem Chromosom nicht mehr so regelmäßig ist. Erst nach dem Tassementstadium wird die Zweiteilung des Chromatins deutlich, wobei man von einer eigentlichen Spaltung kaum sprechen kann, besser von einer Herausdifferenzierung der Doppelchromosomen, d. h. einer Verteilung des Chromatins auf zwei Fäden.

Auf die Zweiteilung des Chromatins in den Telophasenchromosomen und die sehr wahrscheinliche Beziehung dieses Vorganges zu dem Vorhandensein der Doppelstrukturen in den Prophasenkernen wurde schon oft hingewiesen, insbesondere in der botanischen Literatur. Hof (20) hat im Jahre 1898 das Auftreten einer Längsspaltung im Stadium des »Dispirems«, d. h. Tochterknäuels bei *Ephedra*-Wurzelspitzen beschrieben und vermutungsweise ausgesprochen, »daß bei der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen im meristematischen Gewebe diese im Dispirem andeutungsweise auftretende Längsspaltung nicht eine sekun-

däre der Anaphase angehörige, sondern die schon sehr früh sich geltendmachende Neigung zur Längsspaltung der Prophase der nächsten Kernteilung ist« (S. 222). Diese Ansicht wurde mit mehr Bestimmtheit auch von Fraser und Snell (11) und von Digby (9) vertreten. Lundegardh (23, 24), der auch lebendes Material untersucht hat, verlegte die Spaltbildung sogar in das Anaphasenstadium, das aber, wie oben besprochen, wahrscheinlich einer Telophase entspricht. Er nimmt demgemäß an, daß die Doppelstrukturen der Prophase aus denen der Telophase sich ableiten lassen. Dehorne geht noch weiter (7), nach ihm soll die Längsspaltung in den Chromosomen eines Telophasenkerns zur prophasischen Längsspalte der übernächsten Chromosomengeneration werden. Diese Angaben stützt er auf seine Untersuchungen an *Allium*- und Salamanderchromosomen, also auch tierische Telophasenchromosomen sollen denselben Doppelbau wie die pflanzlichen besitzen. Diese Angabe wird von K. C. Schneider bestätigt, der in Epidermiszellen von Salamanderlarven die Telophasenchromosomen als aus zwei »Miten« (nach seiner Nomenklatur) bestehend beschreibt. Wenn man die Literaturangaben zusammenstellt, so ergibt sich, daß ein Doppelbau der chromatischen Elemente für somatische Zellen in der Telophase mit deren wahrscheinlicher Überlieferung in die Prophase an folgenden Objekten festgestellt worden ist.

1. Pflanzen: *Ephedra*-Arten (Hof), *Galtonia candicans* (Digby [19]), *Vicia Faba* (Lundegardh [23, 24], Fraser und Snell [11]), *Allium cepa* (Lundegardh, Dehorne [7]), *Curcurbita pepo* (Lundegardh [24]), *Endymion*, *Galtonia*, *Hyacinthus* (Granier und Boule [12]).

2. Tiere: *Salamandra maculosa* (Dehorne [7]), Salamanderlarve (K. C. Schneider [34]), *Trycalis* (Brunelli [6]).

Eine Längsspaltung in der Anaphase oder Telophase wurde an *Ascaris*-Chromosomen von van Beneden, Neyt, Herla (zit. nach Bonnevie) und von Bonnevie beschrieben. Abgebildet wurde die telophasische Doppelstruktur, wenn auch nicht als solche erkannt, in den Arbeiten von Grégoire und seiner Schule, z. B. bei *Trillium* (Grégoire und Wygaerts [13], Taf. 2, Fig. 2), Salamanderlarve (Kowalsky [22], Fig. 2, 8, 11, 28, 29). Weiterhin von Bonnevie ([1], Fig. 23), Merriman (26), bei *Allium* und Clemens Müller ([29], Fig. 31—34) bei *Nayas Marina*.

Diese Beobachtungen besagen, daß die somatische Chromatin-Einheit im Moment der Herausdifferenzierung der beiden Schwesterfäden aus dem Telophasenchromosom den ersten Schritt zur nächsten Teilung vollzieht. Demnach würde sich eine Teilungsperiode von Telophase zu Telophase erstrecken. Die Anaphasenchromosomen wären dann als Mutter-

chromosomen, die in der Telophase entstehenden Fädchen, wie auch die Längshälften der Prophasenchromosomen wären als Tochterchromosomen zu bezeichnen. In manchen Fällen, d. h. in den Kernen der meristematischen Zone unsres Objekts (»Intermediärkerne«, s. S. 361) steht dieser Abgrenzung der Teilungsperiode nichts im Wege, denn hier werden die neugebildeten Elemente offenbar direkt in die Prophase der nächsten Mitose übergeführt. Wenn, wie gewöhnlich, ein Ruhekern auf die Telophase folgt, dann wird der Fortgang der Teilung freilich unterbrochen. Aber in bezug auf den für die Chromosomenteilung wichtigsten Moment, nämlich die Längsspaltung oder die Entstehung der Tochterchromosomen, darf man wohl auch in solchen Fällen das Ruhestadium nicht für ein Endstadium der Teilungsperiode halten, wie es einer älteren in dem Flemmingschen Schema der Kernteilung zum Ausdruck gebrachten Auffassung entsprechen würde und wie es die Bezeichnungen »Telophase« und »Prophase« zu verlangen scheinen.

Es ist außerdem klar, daß die gekennzeichnete Abgrenzung der Teilungsperiode geeignet ist, die Theorie von der Chromosomenkontinuität zu stützen.

V. Stellungnahme zu den heterotypischen Merkmalen nach Bonnevie.

Nun gehe ich über zu der Besprechung der heterotypischen Merkmale nach Bonnevie. Wie erinnerlich, waren es deren zwei: Ausfall des Ruhekerns in der Interkinese und ein doppelfädiges Stadium in der früheren Prophase der ersten Reifungsteilung.

1. Was das erste Merkmal betrifft, kann ich mich kurz fassen. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß eigentliche Ruhekerne auch bei den somatischen Zellteilungen nicht immer ausgebildet werden. So entbehrt man sie fast vollständig in der meristematischen Zone. Hier kann man in der größeren Anzahl der Fälle ihre Beziehung zu den telophasischen und prophasischen Doppelstrukturen erkennen. Diese Beobachtung, die von fast allen Untersuchern der Teilungen an Vegetationspunkten der Pflanzen gemacht worden ist, muß gegenüber dem ersten heterotypischen Merkmale Bonnevies eine gewisse Zurückhaltung hervorrufen. Allerdings kann ich nicht sagen, ob das Fehlen des Ruhekerns, d. h. ob der Übergang von der Telophase zu der Prophase in somatischen und generativen Zellen in derselben Weise vor sich geht, da ich die Generationszellen noch keiner eingehenden Untersuchung unterzogen habe. Bei unbefangener Beurteilung dieses Punktes muß man wohl folgendes sagen: Die zeitliche Aufeinanderfolge der Zellteilungen unterliegt den größten Schwankungen, je nach der Zellenart und dem Zustand der Zelle. Zwischenstufen

verbinden die beiden Extreme, von denen das eine durch die beiden Reifungsteilungen der Gonocyten in ihrer unmittelbaren Aufeinanderfolge, das andre etwa durch das Verhalten einer Drüsenzelle repräsentiert wird, die nach erlangter Funktion erst unter besondern Umständen ihre Teilungsfähigkeit wieder bekommt. Natürlich können wir nicht für jede Stufe des zeitlichen Intervalls zwischen zwei Teilungen Struktureigentümlichkeiten des Kerns, wenigstens für uns warnehmbare, voraussetzen. Denn von einer gewissen Teilungsverzögerung ab tritt eben die Ruhestruktur auf. Aber so lange dieser Grad der Verzögerung nicht erreicht wird, können wir Übergangsstrukturen zwischen dem Zustand der Interkinese (Grégoire) der beiden Reifungsteilungen mit ihren wohlerhaltenen, bereits längsgespaltenen Chromatinelementen und einem echten Ruhekern tatsächlich beobachten. Die Übergangsstrukturen nähern sich bald mehr dem einen, bald mehr dem andern Extrem, wahrscheinlich im ursächlichen Zusammenhang mit der Dauer des Teilungsintervalls: Es werden entweder sämtliche Telophasenchromosomen bis zur Prophase erhalten bleiben, oder nur eine größere oder geringere Anzahl derselben, wofür unsere Intermediärkerne Zeugnis ablegen, bis schließlich bei längerem Teilungsintervall alle Chromosomen für uns nicht mehr individuell wahrnehmbar in das Ruhegerüst des Kerns aufgehen.

Dieser Anschauung zufolge können wir dem Fehlen des Ruhekerns zwischen den beiden Reifungsteilungen nicht die Bedeutung zuerkennen, daß etwa dadurch diesen Zellteilungen ein prinzipiell andersartiger Charakter gegenüber den somatischen Mitosen aufgedrückt würde.

2. Mit voller Sicherheit kann ich einen ablehnenden Standpunkt in der Frage nach dem zweiten Merkmal, welches nach Bonnevie die heterotypischen Mitosen von den somatischen unterscheiden soll, nämlich der parallelen Anordnung der chromatischen Fäden in der früheren Prophase, einnehmen. Auf die eventuelle Bedeutung dieses Merkmals für die Theorie der Parallelkonjugation wurde schon oben hingewiesen. Meine Bilder zeigen mit zweifelloser Sicherheit, daß die parallele Anordnung der chromatischen Fäden in der frühen Prophase durchaus in den Cyklus der somatischen Teilungen hineingehört. Sie ist mit solcher Evidenz und solcher Regelmäßigkeit in den chromatischen Prophasen vorhanden, daß kein Zweifel bestehen kann, daß sie absolut typisch und keineswegs heterotypisch ist[1]).

[1]) Ich möchte nochmals hinweisen auf die überraschende Ähnlichkeit meiner Bilder Fig. 26 und 40, die dem Meristem entnommen sind, mit Bonnevies Fig. 20 und 21, welche die Prophase der ersten Reifungsteilung repräsentieren.

Zu derselben Anschauung ist schon Digby (8) im Jahre 1910 auf Grund ihrer Untersuchungen an *Galtonia candicans* gekommen. Sie hat an dieser Pflanze die somatischen, prämeiotischen und meiotischen Teilungen studiert und ist zu der Überzeugung gekommen, daß die Doppelstrukturen der somatischen Prophase denjenigen der Generationszellen absolut gleichwertig sind.

VI. Stellungnahme zu den theoretischen Anschauungen Lundegardhs.

Lundegardh hat ebenfalls die morphologische Identität der Doppelbildungen des Chromatins in den somatischen und generativen Zellen richtig erkannt und sehr ausdrücklich darauf hingewiesen. Als Anhänger der Theorie der Parallelkonjugation versucht er aber diese Identität, die seinen Anschauungen im Wege steht, dadurch zu umgehen, daß er die identischen Bilder als Ausdruck verschiedener Vorgänge deutet. Von Winiwarter war der erste, der die von Rückert und Haecker abgebildeten und beschriebenen Bilder des Doppelbaues der Chromatinsubstanz in der sehr frühen Prophase der Geschlechtszellen umdeutete und nicht mehr auf Längsspaltung zurückführte, sondern als eine paarweise Vereinigung, als Konjugationsvorgang der beiden Komponenten auffaßte. Ihm sind zahlreiche Forscher gefolgt, die alle die Bilder einer zweireihigen Anordnung der chromatischen Substanz als Vorgang der Paarung ganzer Chromosomen bezeichnet haben[1]). Diejenigen Anhänger der Theorie der Parallelkonjugation, die den Vergleich zwischen generativen und somatischen Mitosen vorgenommen haben, glaubten das ausschließliche Vorkommen dieser Bilder in der Prophase der ersten Reifungsteilung feststellen zu können (Grégoire, Bonnevie). Nun aber hat Lundegardh (23, 24) und andre oben genannte Autoren dieselbe Anordnung in den somatischen Teilungen festgestellt und richtig, nämlich als durch Längsteilung einer chromatischen Einheit entstanden, gedeutet. Anstatt aber derselben Erscheinung in den Geschlechtszellen dieselbe Deutung zu geben,

---

[1]) Ein extremes Beispiel dieses Vorgehens bietet uns Sykes. Für Sykes bedeuten die Doppelstrukturen, die sie in der früheren Prophase sowohl an den somatischen als in den generativen Zellen beobachtet hat, in beiden Fällen eine Paarung ganzer Chromosomen (jeweils eines väterlichen mit einem mütterlichen). Die Unzulänglichkeit dieser Annahme ist durch die Genese der Doppelstrukturen in den somatischen Zellen genügend erwiesen (siehe S. 379). Man sieht auch an diesem Beispiel, welch gewagte Interpretationen die aufgefundene Doppelfädigkeit der Prophasenchromosomen von seiten der Anhänger der Parallelkonjugation erfährt, offenbar lediglich unter dem Einfluß der vorgefaßten Meinung, daß die Duplizität der chromatischen Elemente der Ausdruck einer Paarung und nicht einer Spaltung sein müsse.

sucht Lundegardh als Anhänger der Theorie der Parallelkonjugation durch Hypothesen zu beweisen, daß die Chromatinanordnung dieser Zellen durch andre Ursachen hervorgerufen wird. Er nimmt nämlich an, daß dem Chromatin ganz allgemein eine Tendenz zum dualistischen Bau innewohnt. Einerseits soll sich diese Tendenz in einer Verteilung der chromatischen Substanz eines Chromosoms auf zwei parallele Fäden äußern, was für die somatischen Zellen zutrifft. Andrerseits aber wird gewissermaßen eine Umkehrung dieser Fähigkeit angenommen und die Chromatinelemente bekommen die Eigenschaft, sich an einander zu schließen. Diese Annahme ist zur Erklärung der Parallelfäden der heterotypischen Prophase geschaffen worden.

Lundegardh (24) gibt zu, morphologisch bestünde kein Unterschied zwischen den typischen und den heterotypischen Prophasen, nimmt aber eine »stoffliche Verschiedenheit der Doppelfäden in den beiden Prophasen« an. Im ersten Fall sind die beiden Komponenten der Fädchenpaare identisch. Sie entstehen entweder durch Spaltung homogener Elemente (was meistens der Fall ist), oder identische Chromatinsubstanzen ziehen sich gegenseitig an und ordnen sich zu Paaren (dieser Vorgang soll nach besser ausgebildeten Ruhestrukturen eintreten). Im zweiten Falle »werden zwei qualitativ (von mir gesperrt) verschiedene Karyotinsubstanzen zu einer Doppelschlinge gruppiert, indem eine Paarung der kleinen zusammentretenden Karyotinelemente« stattfinden soll. In diesem Fall sollen aber die Karyotinelemente eben verschieden sein. Dieser Umschlag der gewöhnlich bestehenden Tendenz zur dualistischen Anordnung identischer Elemente soll plötzlich eintreten, veranlaßt durch eine »neue Konstellation der inneren Bedingungen bei Beginn der Reifungsteilung«. Dieser Erklärungsversuch der zweireihigen Anordnung der chromatischen Elemente durch eine Tendenz zum dualistischen Bau, die eine fundamentale Eigenschaft des Chromatins überhaupt sein soll, ist, insofern er sich auf somatische Zellen bezieht, durch Tatsachen gestützt. Wir sehen tatsächlich in der Telophase aus einem homogenen Chromosom zwei chromatische Fädchen entstehen. Wir sehen auch, daß die beiden Fädchen in die Prophase übertragen werden, wie aus Lundegardhs und meinen Bildern hervorgeht. Für den zweiten Teil des Erklärungsversuches haben wir aber absolut keine morphologischen Beweise. Solche bringt auch Lundegardh nicht. Dieser Teil bleibt rein hypothetisch und höchst willkürlich angenommen zu dem Zweck nämlich, um die Doppelfäden der heterotypischen Prophase als Ausdruck eines Paarungsvorganges, einer parallelen Konjugation deuten zu können. Es scheint mir aber, eine solche willkürliche Annahme, wie die Hypothese von den stofflich

verschiedenen Elementen, die parallel sich anordnen sollen, um so weniger begründet und erlaubt, als wir sie ja nicht einmal zur Erklärung der heterotypischen Doppelstrukturen brauchen. Diese haben in den Doppelstrukturen der typischen Prophase ihre genügende Erklärung gefunden und so komme ich zu dem Schluß: Die doppelfädige Anordnung der Chromatinsubstanzen in der Prophase ist nichts für die heterotypische Prophase Charakteristisches und somit auch kein Beweis und keine Stütze der Theorie der Parallelkonjugation.

Literaturverzeichnis.

1. Bonnevie. Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. 1908.
2. —— Chromosomenstudien II. Arch. f. Zellforsch. Bd. II. 1908.
3. —— Chromosomenstudien III. Arch. f. Zellforsch. Bd. VI. 1911.
4. —— Über die Struktur und Genese der Ascarischromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. IX. 1913.
5. Berghs. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale. Cellule. T. XXI. 1904.
6. Brunelli. Sulla riconstituzione del Nucleo. Atti della reale Accad. dei Lincei. Rendi-conti Classe de scienze fisiche, matem. e naturali. 1910. Ser. V. Vol. XIX. sem. I.
7. Dehorne. Recherches sur la division de la cellule. Arch. f. Zellforsch. Bd. VI. 1911.
8. Digby. Observation on Chromatic Bodies. Ann. of Botany. Vol. XXIII. 1909.
9. —— The somatic premeiotic and meiotic Nucleolar Division of Galtonia candicans. Annals of Botany. Vol. XXXV. 1910.
10. Flemming. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXIII. 1897.
11. Fraser u. Snell. The vegetativ Division in Vicia faba. Ann. of Botany. Vol. XXV. 1911.
12. Granier et Boule. Sur les cinèses somatiques chez Endymion nutans. Comptes rendus, Acad. Sciences. Paris. T. CLII.
13. Grégoire et Wygaerts. La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. Cellule. T. XXI. 1904.
14. Grégoire. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Cellule. T. XXII. 1905.
15. —— La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium). Cellule. T. XXIII. 1906.
16. —— Les cinèses de maturation dans les deux règnes. Sonderabdruck. Cellule. T. XXVI.
17. Heidenhain. Plasma und Zelle. 1907.

18. Häcker. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. I. 1907.
19. —— Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre. Bd. III. 1910.
20. Hof. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl. Bd. LXXVI. 1898.
21. Janssens. L'évolution des auxocytes mâles du Batrachoceps attenuatus. Cellule. T. XXI. 1905.
22. Kowalski. Reconstruction du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve du Salamandre. Cellule. T. XXI. 1904.
23. Lundegardh. Über Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa und Vicia faba. Sonderabdruck aus Svensc. Bot. Tidsckrift. Bd. IV. 1910.
24. —— Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. IX. 1912.
25. Martins Mano. Nucléole et chromosomes dans le meristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. Cellule. T. XXII. 1905.
26. Merriman. Vegetativ Cell Division in Allium. Bot. Gaz. Vol. XXXVII. 1902.
27. Meves. Es gibt keine parallele Conjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. 1908.
28. Mottier. Über die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von Allium. Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XV. 1897.
29. Müller. Kernstudien an Pflanzen. I. u. II. Arch. f. Zellforsch. Bd. VIII. 1912.
30. —— Über karyokinetische Bilder in der Wurzelspitze von Yucca. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XLVII. 1909—1910.
31. Némec. Über karyokinetische Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. XXXIII. 1899.
32. Overton. On the Organization of the Nuclei in the Pollen-Mothercells of certains plants with especial Reference to the Permanence of the Chromosomes. Ann. of Bot. Vol. XXIII. 1909.
33. Schaffner. Karyokinesis in the root-tips of Allium cepa. Bot. Gaz. Vol. XXVI. 1898.
34. Schneider. Histologische Mitteilungen III. Chromosomengenese. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs. Bd. I. 1910.
35. v. Schustow. Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Vorläufige Mitteilung. Anatom. Anzeiger. Bd. XLIII. 1913.
36. Sykes. Nuclear Division in Funkia. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. 1908.
37. Vejdovsky. Zum Problem der Vererbungsfrage. 1911—1912.
38. Wassermann. Zur Eireifung von Zoogonus mirus, ein Beitrag zur Synapsisfrage. Verhandl. der anatom. Gesellschaft auf der 26. Versammlung in München. 1912.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Arbeitstischhöhe entworfen, stets unter Benutzung einer Zeissschen Immersionslinse von 2 mm Brennweite und num. Apert. 1,30 und Ocular 18.

Tafel XIV.

Fig. 1. Metaphase: 16 längsgespaltene Chromosomen. Rechts unten ein Chromosom noch in Prophasenstellung, links oben beginnende Anaphase.

Fig. 2. Äquatorialplatte in Polansicht. 16 Chromosomen längsgespalten, die meisten quersegmentiert.

Fig. 3. Beginnende Anaphase. Jederseits 16 einfache Chromosomen meist in Stäbchenform.

Fig. 4. a) Querschnitte der Metaphasenchromosomen. b) Querschnitt des Anaphasenchromosoms.

Fig. 5. Anaphase.

Fig. 6. Tangentialschnitt einer Anaphase. Vacuolen in den Chromosomen.

Fig. 7 u. 8. Chromosomenquerschnitte der späteren Anaphase.

Fig. 9. Tassement polaire. Kontraktionszustand der Chromosomen.

Fig. 10. Ein unmittelbar darauf folgendes Stadium. Auflösung des Kontraktionszustandes. Beginn der Umlagerungen der chromatischen Substanz. Die Chromosomen sind unabhängig voneinander.

Fig. 11 u. 12. Telophasenkerne. Immer deutlichere Verteilung der chromatischen Substanz auf zwei Fäden, zwischen diesen eine helle Zone.

Fig. 13. Telophasenkern. Die chromatischen Fäden zeigen Anschwellungen, wahrscheinlich Beginn der Anastomosenbildung.

Fig. 14 u. 15. Telophasenkerne mit ausgebildeten Anastomosen.

Fig. 16 u. 17. Übergang in den Ruhekern. Veränderung der Kernform.

Fig. 18. Querschnittsbild eines späten Telophasenstadiums.

Fig. 19. Ruhekern aus der meristematischen Zone (»Intermediärkern«). Im Kernnetz deutliche Fädchenpaare.

Fig. 20. Anschnitt eines Intermediärkerns zeigt die oberflächlich gelegenen Fädchenpaare.

Fig. 21. Typischer Ruhekern (Sublimat-Eisessig fix.).

Fig. 22. Pleromruhekern (Flemming fix.).

Tafel XV.

Fig. 23. Periblemruhekern (Flemming fix.).

Fig. 24. Dermatogenruhekern (Flemming fix.).

Fig. 25. Prophasenkern (Flemming fix.).

Fig. 26. Beginn der Prophase. Anordnung der chromatischen Substanz in Fädchen, die paarweise verlaufen.

Fig. 27 u. 28. Sehr frühe Prophase, paarweiser Verlauf der chromatischen Fäden.

Fig. 29—33. Weitere Entwicklung der Prophase. Innere Differenzierung des Chromatins in jedem Chromosom in eine dünne Außenzone und helle Innenzone (vgl. die opt. Querschnitte der Fig. 33 und der Fig. 4*a*). Dickenzunahme der Chromosomen. Ausbildung der definitiven Chromosomen aus den Fädchenpaaren der frühen Prophase. Während der ganzen Prophase deutliches Getrenntbleiben der Chromosomhälften.

Fig. 34. Späte Prophase. Der Schnitt enthält die ganze Zelle. Dicker Schnitt: die Zusammensetzung jedes Chromosoms aus zwei Hälften ist verdeckt bis auf die zwei rechts befindlichen Chromosomen, deren Hälften nur an den Enden zusammenhängen.

Fig. 35 u. 36. Sehr späte Prophase, Auflösung der Kernmembran. 16 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 37. Zwei Anaphasenkerne übereinandergelagert vom Pol aus gesehen, in jedem 16 einfache Chromosomen.

Fig. 38. Späte Prophase.

Tafel XVI.

Fig. 39*a*. Telophase, zeigt die Unabhängigkeit der Chromosomen vom Nucleolus, aufgezeichnet im gemischten Licht. Nucleolenfärbung nach Montgomery.

Fig. 39*b*. Dieselbe Zelle, aufgezeichnet in monochromatischem Licht. Vortäuschung eines »Chromatinknotens«.

Fig. 40*a*. Frühe Prophase. Paarweise Anordnung der Fädchen. Nucleolenfärbung nach Montgomery. Aufzeichnungen im gemischten Licht.

Fig. 40*b*. Dieselbe Zelle wie in Fig. 39*a*, aufgezeichnet im monochromatischen Licht. Die Fädchenpaare scheinen von dem nun genau wie die Fädchen gefärbten Nucleolus auszustrahlen.

Fig. 41*a*. Spätere Prophase, aufgezeichnet in gemischtem Licht.

Fig. 41*b*. Dieselbe Zelle aufgezeichnet im monochromatischen Licht.

Fig. 42*a* u. *b*. Ganz späte Prophase, aufgezeichnet im gemischten und monochromatischen Licht, zeigt dieselben Verhältnisse wie Fig. 40*a* und *b* und Fig. 41*a* und *b*.

Fig. 43*a* u. *b*. Metaphasenkern aufgezeichnet im gemischten und monochromatischen Licht. Vorhandensein des Nucleolus noch in der Metaphase. Der rotgefärbte Nucleolus der Fig. 43*a* sieht in der Fig. 43*b* wie ein Chromosomenquerschnitt aus.

Fig. 44*a* u. *b*. Metaphasenkern mit Nucleolus, der in Fig. 44*b*, im monochromatischen Licht aufgezeichnet, einen Chromosomenquerschnitt vortäuscht.

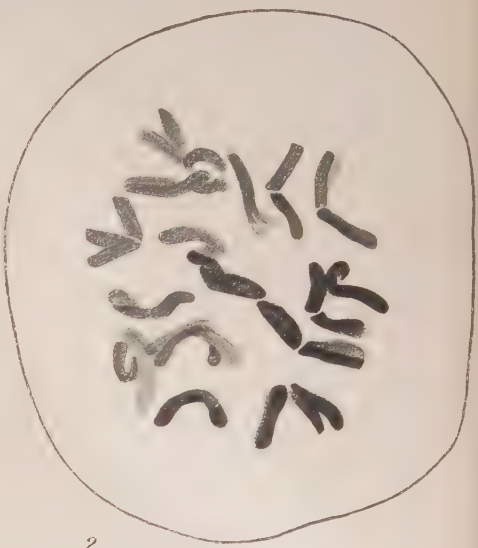
LEBENSLAUF.

Als Tochter des damaligen Vicepräsidenten des Warschauer Gerichtsbezirks Nikolaus von Schustow bin ich, Lubow von Schustow, am 30. Mai 1886 zu Warschau geboren. Dortselbst trat ich im Jahre 1894 in das I. Mädchengymnasium ein und absolvierte diese Anstalt im Jahre 1902. Von 1903—1905 besuchte ich die französischen pädagogischen Kurse in Warschau. Im Jahre 1906 bestand ich das Maturitätsexamen am Petrikauer Knabengymnasium. Zum Studium der Medizin bezog ich dann im Jahre 1908 die Münchener Universität, unterzog mich hier 1911 erfolgreich der ärztlichen Vorprüfung und beschloß meine Studien durch das im Jahre 1913 bestandene Doktorexamen. Gegenwärtig bereite ich mich in Kiew, wo ich bei der medizinischen Fakultät immatrikuliert bin, auf das medizinische Staatsexamen vor.

Kiew, September 1913.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

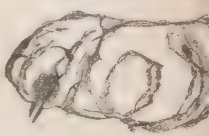
1.



2.

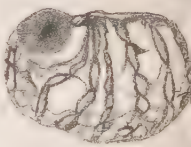
7.

8.

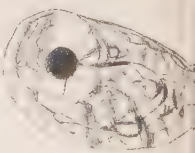


13.

10.



14.



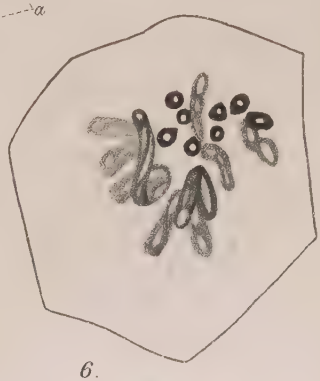
16.

17.

9.

3.

5.

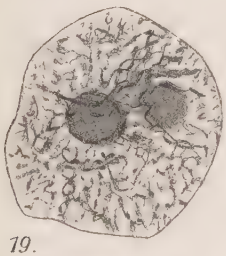


6.

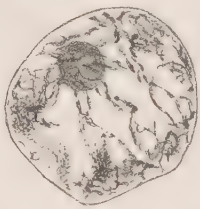
18.

12.

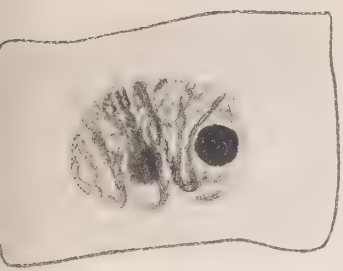
11.



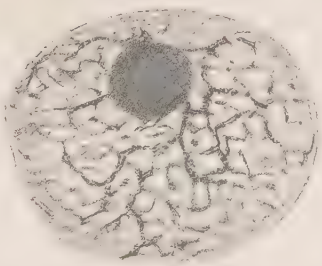
19.



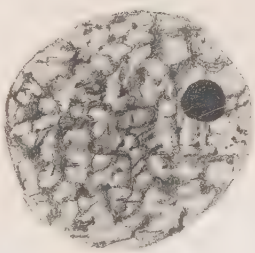
20.



15.



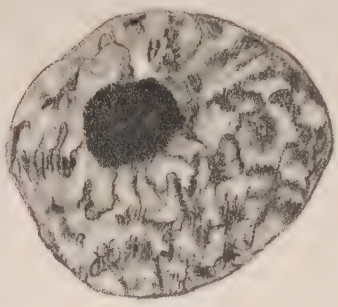
21.



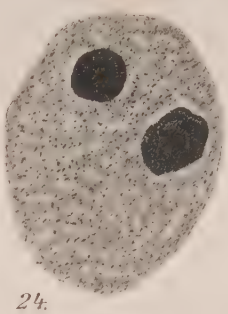
22.

n in Leipzig und Berlin.

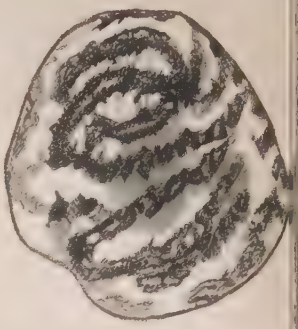
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



23.

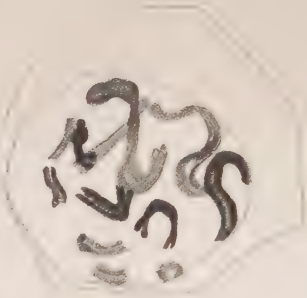


24.

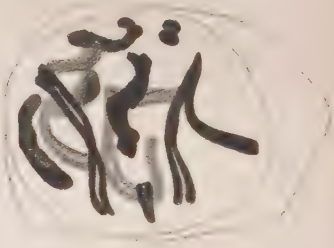


25.

29.



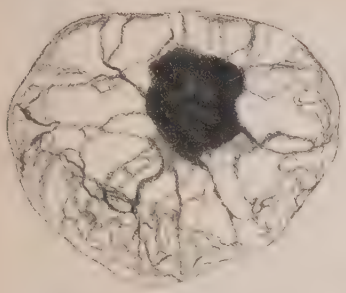
30.



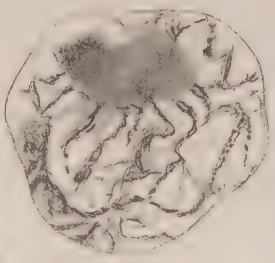
31.

35.

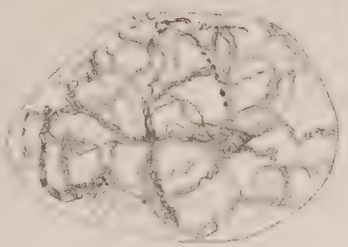
36.



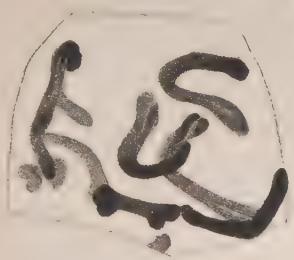
26.



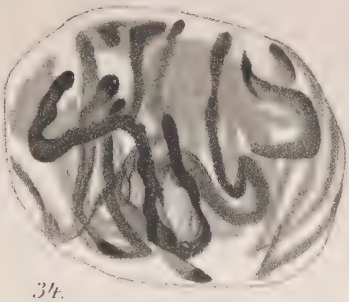
28.



27.

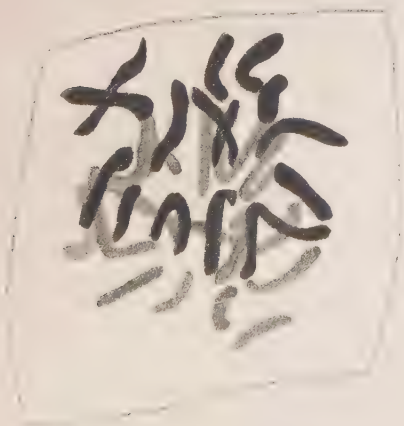


32.



34.

33.



37.

38.

... in Leipzig und Berlin.

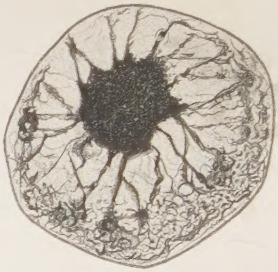
Lith. Anst v. Johannes Arndt. Jena

39 a.

39 b.

40 a.

40 b.

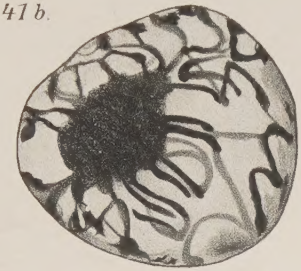


43 a.

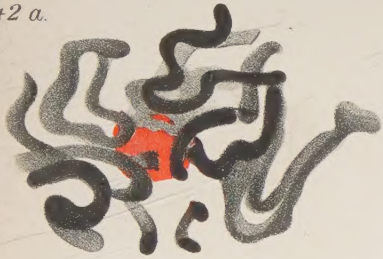
43 b.

41 a.

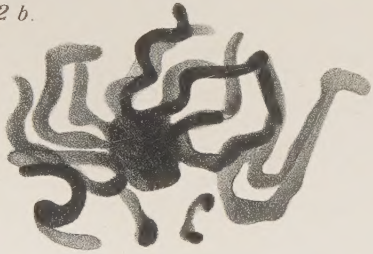
41 b.



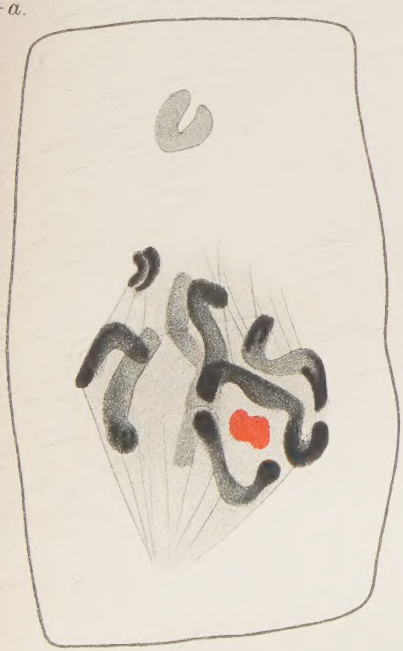
42 a.



42 b.



44 a.



44 b.

ann in Leipzig und Berlin.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.